Vergleichende entwicklungsgeschichtliche und histologische Untersuchungen reduzierter Staubblätter.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

EINER

HOHEN NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER

EBERHARD-KARLS-UNIVERSITÄT ZU TÜBINGEN

VORGELEGT VON

CURT SCHWARZE

AUS DRESDEN.

MIT TAFEL I—IV UND 14 TEXTFIGUREN.

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1914

Vergleichende entwicklungsgeschichtliche und histologische Untersuchungen reduzierter Staubblätter.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

EINER

HOHEN NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER

EBERHARD-KARLS-UNIVERSITÄT ZU TÜBINGEN

ACAD.
LUGD BAT.
BIBL.

VORGELEGT VON

CURT SCHWARZE
AUS DRESDEN.

MIT TAFEL I—IV UND 14 TEXTFIGUREN.

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1914

Von der Fakultät angenommen am 3. August 1910.

Separatabdruck
aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Band LIV, Heft 2.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553613_0008

I. Einleitung.

Wohl zu den interessantesten Erscheinungen, die im Androceum der Angiospermen auftreten, gehört die Rückbildung seiner Glieder. Wir belegen diesen Vorgang je nach der Stufe, auf der sich diese Organe befinden, mit besonderen Namen. Gelangt auf dem Blütenboden das Staubblatt überhaupt nicht mehr zur Anlage, obwohl man seine Ausbildung entweder auf Grund der Symmetrieverhältnisse der Blüte oder durch Vergleichung mit anderen nahe verwandten Formen mit Sicherheit erwarten könnte, so bezeichnen wir diesen Grad der Rückbildung als den Abortus des Stamen. In den Fällen jedoch, wo noch Teile des reduzierten Staubblattes in der Blüte zur Entwicklung kommen, spricht man von seiner Verkümmerung. Den Geweberest, der sich alsdann an Stelle des normalen Organes vorfindet, nennt man, ohne dabei Rücksicht auf eine etwa vorhandene geringe Umbildung zu nehmen, Staminodium oder Rudiment.

Die Gestalt dieser reduzierten Stamina kann eine sehr mannigfache sein. Bei einigen Pflanzengattungen bilden sie nur winzige Höcker, bei anderen haben sie die Form von größeren Zäpfchen. Vielfach bieten sie sich dem Auge als fadenförmige oder keulenartige Gebilde dar, während sie in anderen Fällen noch deutlich die Umrisse der Anthere erkennen lassen.

Die Form des Rudimentes ist im allgemeinen in den Blüten ein und derselben Art unter sich übereinstimmend, selten weicht ein reduziertes Organ von seiner gewöhnlichen Gestalt wesentlich

ab. Nur bei einzelnen Gattungen ist die Ausbildung des Staminodium keine beständige, sondern es schwankt dieselbe innerhalb gewisser Grenzformen in den einzelnen Blüten der Pflanze. Erwähnt sei noch, daß selbst spurlos aus dem Staubblattkreise verschwundene Glieder gelegentlich als mehr oder minder gut entwickelte Organe in der Blüte aufzufinden sind.

Die Erscheinung der Rückbildung, die bekanntlich auch an anderen Blüten- und Pflanzenteilen zu beobachten ist, tritt im Andröceum in zwei Formen auf. Bei der einen zeigt sich dieser Vorgang an sämtlichen Gliedern des Staubblattkreises, bei der anderen hingegen fallen nur einzelne Organe desselben der Reduktion anheim.

Die erste Form läßt sich, je nachdem ob nur einige oder sämtliche der vorhandenen Staubblattkreise diese Erscheinung aufweisen, in zwei Unterabteilungen trennen. Um typische Beispiele für die Reduktion der Organe nur eines Staubblattkreises anzuführen, seien die Gattungen *Linum*, *Erodium* und *Boronia* genannt. Erstreckt sich dagegen die Verkümmerung oder der Abortus auf sämtliche Organe des Andröceum, so ergeben sich die weiblichen Blüten der diklinen Pflanzen, wie wir sie bei *Melandryum album* antreffen.

Die zweite Form dieser Erscheinung tritt uns in zahlreichen Familien hauptsächlich in denjenigen mit zygomorphem Blütenbaue entgegen, unter denen Scrophulariaceen, Solanaceen, Labiaten, Bignoniaceen, Gesneriaceen die bekanntesten sind.

II. Historisches.

Schon in den älteren botanischen Werken, wie in den Genera plantarum von Linné (1754) und Jussieu (1789), finden wir die richtige Deutung und Bezeichnung dieser reduzierten Staubblätter als Rudimente derselben, ohne daß jedoch ihrem Auftreten größere Beachtung geschenkt worden ist.

Erst A. P. de Candolle, welcher bei der Aufstellung der Familien nach den Symmetrieverhältnissen ihrer Blüten in seinem bekannten Werke „Théorie élémentaire de la botanique“ (1819, S. 90 ff.) den Bau derselben eingehend studierte, versuchte an der Hand vieler Beispiele den Abortus, diese die Symmetrie störende Erscheinung, kausal zu ergründen und teilte die hierher gehörigen

Verkümmerungen nach den sie bewirkenden Ursachen, so wie er dieselben auffaßte, in zwei große Gruppen. Die erste umschließt alle diejenigen, welche durch äußere Einflüsse verschiedener Art hervorgerufen werden, während die andere von denjenigen Fällen gebildet wird, die auf innere Vorgänge zurückzuführen sind.

Nach de Candolle, teilweise im Anschluß an ihn, behandelt A. Moquin-Tandon im III. Teile seiner „Éléments de Tératologie végétale“ (1841) die mannigfachen Abweichungen von der normalen Gestalt der Organe, ohne jedoch der Frage ihrer Veranlassung oder Entstehung näher zu treten.

Wenige Jahrzehnte nachher beschäftigte sich Darwin mit der interessanten Tatsache der Verkümmerung von tierischen wie pflanzlichen Organen, deren Ergebnis und Beurteilung wir in der „Entstehung der Arten“ (Ch. Darwins gesammelte Werke, übersetzt von Carus, 1876, II. Bd.) in dem Abschnitte über „rudimentäre, atrophirte und abortive Organe“ (Kap. 14, S. 535) niedergelegt finden. Als wahrscheinliche Ursache der Rückbildung wird hier unter steter kritischer Erwägung der Nichtgebrauch jener Teile angenommen.

Später versuchte Schumann, durch die bekannte Arbeit Schwendeners „Über die mechanische Theorie der Blattstellungen“ (1878), speziell durch den vierten Abschnitt derselben, angeregt, den Verlauf der Entwicklung der Blüten und Infloreszenzen auf Grund der Kontakttheorie zu erklären. Bereits in den zuerst erschienenen „blüthenmorphologischen Studien“ bemerkte Schumann (1889, S. 350): „Gerade aber der Kontakt muß nach Schwendener's Beobachtung von einer außerordentlichen Wichtigkeit für die Anlage von Neubildungen sein.“ In seinen ein Jahr später herausgegebenen „Untersuchungen über den Blüthenanschluß“ (1890) versuchte Schumann diese Theorie der Blütenentwicklung durch seine Beobachtungen an Infloreszenzen zahlreicher Gattungen verschiedener Familien zu stützen. Bei der Besprechung des Aufbaues der Scrophulariaceenblüte (S. 426) gelangt der Autor zu der Annahme, daß die Ursache der Verkümmerung oder des Abortus der Staubblätter in dem für eine völlige Entwicklung der reduzierten oder abortierten Organe viel zu geringen Raume auf dem Blütenboden zu suchen sei. Als andere Möglichkeit der Erklärung erwägt Schumann ferner, daß infolge der bedeutenden Größe einzelner Staubblätter, sei diese durch die größere Anlage des ersten Kalottenpaares oder durch deren schnelleres Wachstum hervor-

gerufen, die übrigen Stamina zusammengepreßt würden und nicht zur vollen Entfaltung gelangen könnten.

Gegen diese Annahme wandte sich Vöchting (1898) in seiner Abhandlung „Über Blüthenanomalien“ und zeigte, daß bei den von ihm untersuchten Arten der Gattung *Linaria* zur Zeit der Anlage der Staubblätter auf dem Primordium nicht von einem solchen Drucke, welcher für die Ausbildung der Organe von ausschlaggebender Bedeutung wäre, gesprochen werden kann. Erst im weiteren Verlaufe des Wachstumes der Blüte, nachdem das Staminodium bereits vorher in der Entwicklung zurückgeblieben ist, kommen die Stamina miteinander in Berührung. Vöchting gelangte schließlich (1898, S. 462) zu der Folgerung, daß nicht der Kontakt, sondern innere Ursachen für die Neubildungen am Vegetationspunkte maßgebend sind.

Desgleichen konnten sich sowohl Muth (1899) in seiner „Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen-Blüte“, als auch Lang (1906) in seinen Untersuchungen über die Labiaten nicht zu den von Schumann gemachten Beobachtungen und Deutungen bekennen. Besonders treten diese beiden Autoren der Ansicht Schumanns entgegen, daß die Größe des Platzes auf dem Blütenboden die Zahl der Staubblätter bestimme.

Erwähnt sei an dieser Stelle noch, daß vielfach von blütenbiologischer Seite der Versuch gemacht wird, die Verkümmerung mit dem Besuche der Blüten durch Insekten in direkten Zusammenhang zu bringen.

Die Mehrzahl der bisher besprochenen Arbeiten verfolgte hauptsächlich die Aufgabe, aus den Tatsachen der Entwicklungsgeschichte und auf Grund der vergleichenden Betrachtung die Ursachen aufzudecken, die der Bildung der reduzierten Glieder des Andröceum und Gynäceum sowie deren völligem Abortus zugrunde liegen. Wir haben nun noch einer Reihe weiterer Arbeiten zu gedenken, die sich im wesentlichen auf die Feststellung der äußeren Form reduzierter Gebilde und auf deren Bedeutung in systematischer Hinsicht beschränken, welche aber auch die histologische Struktur der Organe, wenngleich nur nebenher, berücksichtigen.

Zuerst möge auf die Abhandlung Koehnes (1869): „Über Blüthenentwicklung bei den Compositen“ hingewiesen sein, in der die noch stattfindende Anlegung des Staminalkreises in den Randblüten in Gestalt kleiner Höcker hervorgehoben wird.

Alsdann seien die „Untersuchungen über die Staminodien der Scrophulariaceen“ Polaks (1900) erwähnt, in deren erstem Teile der Verfasser das Vorkommen und die Gestalt der reduzierten Organe behandelt und eine kurze Angabe über das Vorhandensein eines Gefäßbündels macht. In den übrigen Abschnitten werden die Fragen der Verwendbarkeit der Staminodien für die Systematik bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Konstanz ihrer Form und ihres Auftretens innerhalb der Familie kritisch beleuchtet.

Über die in den Blüten der *Dentaria bulbifera* öfters auftretenden staminodienartigen Gebilde hat Klein (1901) sowohl in morphologischer, wie anatomischer Hinsicht berichtet. Dieselben sind, wie an der Hand von Abbildungen gezeigt wird, in der Zahl und in der Größe und Gestalt einer starken Schwankung unterworfen.

Weiter haben wir die Abhandlung von Lopriore (1904): „Gli staminodi delle Amarantacee dal punto di vista morfologico, biologico e sistematico“ zu nennen, in welcher die Ansicht ausgesprochen wird, jene bisher meist als Staminodien bezeichneten Gebilde, deren mannigfache Form uns eine Reihe von Figuren veranschaulicht, als Organe sui generis zu betrachten. Die Verwendung derselben für die Systematik, sowie ihr Einfluß bei der Bestäubung wird in der genannten Schrift des weiteren eingehend erörtert.

In derselben Zeit veröffentlichte Bitter (1904) seine Untersuchung über die „Heteromorphie der Staminodien an den beiden Blütenformen der *Salvia Baumgartenii*“. Der Autor beschreibt daselbst die von ihm beobachteten äußeren Formenunterschiede zwischen den hinteren Staminodien der zwittrigen und der weiblichen Blüte, sowie das Verhalten der vorderen Staubblätter in den rein weiblichen und in den intermediären Blüten.

Wohl die wichtigste Arbeit, welche wir hier anzuführen haben, ist die Abhandlung von Familler (1896): „Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane“. Es umfaßt dieselbe auf engem Raume das Gebiet der verkümmerten und umgebildeten Staubblätter, die Rückbildung des Gynäceum und der gesamten Blüte. Aus dem für uns besonders in Betracht kommenden Abschnitte „Männliche Organe“, in welchem die Verkümmerung und die Umbildung der Staubblätter zusammen behandelt wird, ist folgendes besonders hervorzuheben. Familler weist in dem ersten, allgemein gehaltenen Teile auf die Variabilität in der Ausbildung der fraglichen Glieder hin und beschreibt sodann

in Kürze die Entstehung und die Umbildung verschiedener Formen steriler Stamina. An diesen entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt knüpft Familler mehrere Andeutungen über die anatomische Struktur dieser Organe unter Beifügung einiger Textfiguren und schließt diesen allgemeinen Teil mit einer Zusammenstellung von Ansichten über den Zweck der verkümmerten und umgebildeten Stamina für die Blüte. Der zweite, spezielle Abschnitt, welcher nach Familien geordnet ist, enthält im wesentlichen die Beschreibung der äußeren Gestalt, Erwägungen über den Zweck und die Bedeutung dieser Gebilde für die Blütenbestäubung. In einzelnen Fällen geht alsdann Familler auf den anatomischen Bau mit wenigen Worten ein, während wir eine ausführliche Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Staminodien der einzelnen Arten an dieser Stelle vermissen.

Schließlich sei noch der beiden teratologischen Werke Maxwell Masters (1886) und O. Penzigs (1890) gedacht, in welchen wir eine große Anzahl von häufiger beobachteten Fällen der Verkümmerung und des Abortus von für gewöhnlich normal entwickelten Stamina verzeichnet finden.

Überblickt man alle diese Arbeiten, welche sich mit dieser Erscheinung befassen, so fällt uns der Mangel einer genauen Untersuchung des anatomischen Baues der Staminodien, sowie einer Beobachtung ihrer Entwicklung in histologischer Hinsicht auf.

Diese Lücke auszufüllen, bildete die Aufgabe nachstehender Abhandlung. Insbesondere wurde versucht, die Fragen zu beantworten, welche Gewebearten der Anthere bezw. des Filamentes in den Staminodien noch zur Ausbildung gelangen und in welchem Maße diese Teile noch ihre ursprünglichen Eigenschaften und Funktionen besitzen. Wissenswert erschien des weiteren die Feststellung des genauen Vorganges der Rückbildung und hieran anschließend eine Klarlegung der Ursache dieser Erscheinung.

Auf Anregung von Herrn Prof. Dr. H. von Vöchting wurde diese Untersuchung ausgeführt. Es sei dem Verfasser gestattet, an dieser Stelle für das entgegengebrachte Wohlwollen und Interesse seinem hochverehrten Lehrer aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Bei der Auswahl der Objekte aus der großen Zahl von Gattungen, deren Blüten solche reduzierte Organe aufweisen, war der Blick einerseits auf besonders bekannte gerichtet, andererseits lag

es nahe, eine Anzahl der verschiedensten Formen von Staminodien zur Untersuchung heranzuziehen.

Wie sich von selbst versteht, erfordert die Bearbeitung unseres Gegenstandes eine stete Vergleichung mit den normalen Gliedern und verlangt infolgedessen die genaue Kenntnis der Entwicklung der fertilen Stamina. Diesen Vorgang hat Warming (1873) zuerst in seiner grundlegenden Abhandlung „Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome" klargestellt, und es sei dieselbe infolge ihrer Wichtigkeit für unsere Beobachtungen an dieser Stelle besonders hervorgehoben.

Erwähnt sei noch, daß das gesamte Pflanzenmaterial dem botanischen Garten in Tübingen im Verlaufe zweier Jahre während der jeweiligen Blütezeit entnommen worden ist. Die Verarbeitung desselben geschah nach Fixierung in Chrom-Osmium-Essigsäure nach Flemming oder in Alkohol. Nach den bekannten Methoden wurden alsdann mittels Mikrotomes von den in Paraffin eingebetteten Rudimenten bezw. Blütenknospen Schnittserien angefertigt und diese mit Safranin allein gefärbt.

III. Spezieller Teil.

Salpiglossis sinuata Ruiz. et Pav.

Das Andröceum dieser Solanacee zeigt im allgemeinen in der Ausbildung seiner fünf Glieder folgende Merkmale. Die beiden hinteren Stamina der zygomorphen Blüte besitzen, wie wir dies auch bei manchen anderen Gattungen der Familie finden, stets größere Antheren als die mittleren. Während diese vier Sexualorgane in ihrer Gestalt und ihrem Auftreten sehr konstant sind, unterliegt das vordere Staubblatt in seiner Form einer starken Schwankung. Weitaus am häufigsten trägt das Filament zwei noch kleinere Thecae, deren Fächer ebenfalls, wenn auch in geringer Menge, Pollenkörner enthalten. Außer dieser noch als normal zu bezeichnenden Ausbildung treten uns öfters Organe mit ungleich gestalteten Antherenhälften entgegen, oder wir treffen bald dieses, bald jenes Fach derselben schwächer oder überhaupt kaum entwickelt an. Die Rückbildung der Thecae geht in manchen Fällen sogar soweit, daß das Filament auf beiden Seiten nur noch geringe Andeutungen derselben aufweist, und so das Stamen zu einem eigentlichen Staminodium wird.

Nach diesen Bemerkungen über den Bau des Staubblattkreises dieser Solanacee und die verschiedenen Gestaltungen seines vorderen Gliedes verfolgen wir zuerst den Verlauf der Entwicklung einer Blüte mit normalem Andröceum, dessen Glieder fertile Antheren besitzen.

Schon in der Blütenanlage, deren Querschnitt Textfigur 1 veranschaulicht, zeichnen sich die beiden hinteren Staubblätter gegenüber den beiden mittleren durch ihre Größe aus. Als noch kleinerer Hügel erhebt sich das vordere Stamen auf dem Blütenboden. Das Gewebe dieser jungen Organe besteht gleichmäßig aus plasmareichen Zellen.

Bei dem folgenden Wachstume der Knospe bleibt dieser reiche Zellinhalt den subepidermalen Zellen an den Kanten der fünf Staubblattanlagen eigen, während in den übrigen Zellen alsbald Vakuolen auftreten. In der Mitte des Konnektives beginnt das Gefäßbündel sich als Prokambiumstrang zu differenzieren. Den Querschnitt durch das vordere Staubblatt zu diesem Zeitpunkte gibt Fig. 1, Taf. I wieder.

Fig. 1.
Querschnitt durch eine junge Blütenknospe der *Salpiglossis sinuata*.
Vergr. 45.

An den vier Kanten der Gewebehöcker bildet sich in den unter der Epidermis gelegenen Zellen bei den hinteren und mittleren Stamina in bekannter Weise das Archespor. Das vordere Organ hingegen hat diese Entwicklungsstufe, wie wir in Fig. 2, Taf. I, in welcher die besonders plasmareichen Zellen durch Schattierung hervorgehoben wurden, erkennen, nur zum Teil erreicht.

Durch das Auftreten neuer tangentialer Membranen in den subepidermalen Elementen entsteht bei den vier größeren Organen das Tapetum, während wir im Bündel der beiden hinteren Filamente die ersten Spiralgefäße beobachten. Nunmehr hat sich auch in den Thecae des vorderen Stamen das Archespor völlig gebildet.

Es folgt bei dem weiteren Wachstume in den Antheren der hinteren und mittleren Staubblätter die Verdoppelung der Schichtzellenreihe, bei gleichzeitiger Anlage der Spiralen in den Gefäßen der beiden mittleren Filamente. In den Thecae des vorderen Organes ist erst jetzt das Tapetum zur Entwicklung gelangt (Fig. 3, Taf. I).

Die Antheren beginnen unter starker Längsstreckung der Tapetenzellen schnell an Umfang zuzunehmen. Von nun an bemerken

wir auch in den Gefäßen des vorderen Stamen die ersten Spiralverdickungen, sowie in seinen Thecae die Verdoppelung der Schichtzellenreihe.

Bei sämtlichen Organen tritt im weiteren Verlaufe in den Elementen des Tapetum eine Teilung des Kernes ein. Eine zweite Veränderung besteht in der jetzt einsetzenden Verschleimung der Zellwände der Pollenmutterzellen. Vergleichen wir die Querschnitte der Antheren miteinander, so bemerken wir in den Thecae des vorderen Staubblattes den Mangel oder die nur schwache Ausbildung der Plazentoiden, jener von Chatin (1870, S. 45) so benannten, wallförmigen Gewebepartien, die bei den fertilen Stamina weit in die Antherenfächer hineindringen.

Es vergrößern sich bei dem folgenden Wachstume der Staubblätter die Zellen der Epidermis, sowie die der unter ihr liegenden Schicht langsam, während die Elemente der übrigen Antherenwandung klein bleiben. Zu diesem Zeitpunkte ist das Tapetum schon stark verfallen und die Pollenmutterzellen haben in den Fächern ihre Tetradenbildung beendet. Besonders interessant ist jedoch die Gestaltung der unter der Öffnungsnaht befindlichen Zellgruppe der Antherenscheidewand. Es sind dies jene Zellen, welche für die Staubblätter der Solanaceen charakteristisch sind und von Náběl ek (1906, S. 1481) infolge ihrer Eigenschaften als Auflösungszellen bezeichnet werden. Bisher hatten diese kleinen Zellen ihren Inhalt nach und nach beträchtlich vermehrt, so daß sie sich von den Zellen der übrigen Antherenscheidewand deutlich abhoben. Von jetzt an bemerkt man in ihnen aber ein langsames Schwinden des Plasmakörpers und eine Verminderung der Stärke ihrer Membranen bei gleichzeitiger Ablagerung von kleinen Kristallen im Innern.

Die Wände der Epidermiszellen haben sich in der Zwischenzeit papillös hervorgewölbt. Die inneren Reihen der Schichtzellen sind bei den vier größeren Staubblättern in sich zusammengefallen, während in den Elementen der äußeren Reihe Verdickungsleisten angelegt wurden. Außerdem sind bei diesen Organen die Membranen der Auflösungszellen völlig verschwunden, so daß sich beide Fächer der noch geschlossenen Theca vereinigt haben. Das vordere Staubblatt derselben Blüte läßt auf dieser Entwicklungsstufe erst eine Abnahme der Wanddicke der ebenfalls mit Kristallen gefüllten Auflösungszellen erkennen. Der Zerfall dieser Elemente, sowie die Ausbildung der noch bestehenden Schichtzellenreihe zum Endo-

thecium erfolgt erst später als bei den mittleren und hinteren Staubblättern, so daß aus diesem Grunde auch seine Thecae als letzte aufspringen.

Der histologische Bau der Antheren dieser fünf Stamina, sowie die Gestaltung und Funktion der einzelnen Zellschichten stimmt, abgesehen von der erwähnten verschiedenen Größe der Thecae, im wesentlichen überein. Hervorgehoben sei jedoch das Fehlen oder die geringe Entwicklung der Plazentoiden in der Anthere des vorderen Staubblattes. Bezüglich des Wachstumes der einzelnen Glieder des Andröceum ist folgendes festzustellen. Die sämtlichen, sonst normal verlaufenden Zellteilungen treten in den Thecae des vorderen Stamen bei weitem später ein und es weisen auch die Antheren der mittleren Organe in dieser Hinsicht eine wenn auch

Fig. 2.
Vorderes Staubblatt mit einem sterilen Fache. Vergr. 13.

Fig. 3.
Völlig steriles, vorderes Staubblatt. Vergr. 20.

nur geringe Verzögerung auf. Die in den Auflösungszellen befindlichen, sehr kleinen Kristalle bestehen, wie die mikrochemische Untersuchung ergab, aus Calciumoxalat. Bei der Behandlung mit verdünnter, sowie konzentrierter Schwefelsäure lösen sie sich unter Ausschießen der charakteristischen Gipsnadeln auf. Werden die Kristalle andererseits in Salpetersäure gelöst und die Lösung hierauf mit Ammoniummolybdatlösung versetzt, so entsteht kein Niederschlag; ein Beweis für die Abwesenheit von Phosphorsäure. In konzentrierter Essigsäure sind sie dagegen völlig unlöslich. Hingewiesen sei noch auf das Vorkommen von Sphärokristallen in den Zellen des Konnektives und der Antherenscheidewand, kristallinische Verbindungen von Calciumphosphat mit organischen Stoffen, die sich bekanntlich beim Lagern mancher Pflanzen in Alkohol im Gewebe niederschlagen.

Vergleicht man die Querschnitte der Filamente des Andröceum miteinander, so ergibt sich, wie dies auch schon äußerlich wahrnehmbar ist, daß sie in bezug auf Größe und Bau in dem gleichen Verhältnisse wie ihre Antheren stehen. Hand in Hand mit der Abnahme des Durchmessers der Filamente geht auch die schwächere Ausbildung des Gefäßbündels, sowohl des Gefäßteiles, als auch des denselben umlagernden Siebteiles. Die Zahl der Spiralgefäße, welche durchschnittlich beobachtet wurden, beträgt 17—20 bei den hinteren, 11—13 bei den mittleren Staubblättern und 5—6 bei dem vorderen Organe.

Soviel über die Entwicklung des Androeceum mit fruchtbaren Gliedern.

Wenden wir uns nun zu den interessanten Gestaltungen des vorderen Staubblattes, wenn es als reduziertes Organ auftritt. Die, wie schon erwähnt, mannigfachen Rückbildungsformen der Anthere lassen sich in zwei Gruppen trennen. Die erste umfaßt alle diejenigen Stamina, deren Antheren noch ein, zwei oder drei völlig oder teilweise fruchtbare Fächer (Textfigur 2) besitzen, während zur zweiten solche Organe gehören, deren gesamte Anthere unfruchtbar bleibt (Textfigur 3).

Bevor wir uns mit der Entwicklung der Stamina der ersten Gruppe, der teilweise fertilen Glieder beschäftigen, sei noch kurz vorausgeschickt, daß in ihren Antheren weit häufiger die nach innen gelegenen Fächer der Rückbildung anheimgefallen waren als die äußeren.

Diese Formen der Staubblätter gehen wie die normalen Organe aus plasmareichen Primordien hervor. Erst im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung bieten sich uns charakteristische Unterschiede in der Ausbildung zwischen beiden Formen dar.

Bekanntlich treten während des Wachstumes der fertilen Anthere in dem Plasma der Zellen, und zwar zuerst in denen des Konnektives und der Antherenscheidewand, zahlreiche Vakuolen auf, so daß sich alsbald die noch mit Inhalt reich gefüllten, subepidermalen Zellen an den Kanten, die Bildungsstätten des Archespor, deutlich von dem übrigen plasmaarmen Gewebe abheben. Betrachten wir nun eine größere Anzahl von Knospenquerschnitten dieser Entwicklungsstufe, so treten uns nicht allzuselten Staubblattkreise entgegen, deren vorderes Stamen die plasmareichen, subepidermalen Zellen statt an vier Kanten des Hügels nur an drei, zwei oder

an gar nur einer einzigen aufweist. Auf das weitere Wachstum dieser Organe wollen wir nun unser Augenmerk richten.

Den Querschnitt durch die Hälfte einer bereits in einem etwas späteren Entwicklungszustande befindlichen Anthere bietet uns Fig. 4, Taf. I. In ihm erkennt man in dem einzigen fruchtbaren, nach außen gelegenen Fache die Pollenurmutterzellen und die Tapetenzellen an ihrem reichen Inhalte. Die das Archespor umgebende Antherenwandung wird außer von der Epidermis noch von zwei Reihen Schichtzellen gebildet. Das Gewebe des inneren Faches hingegen, sowie das der anderen Theca, weist eine gewisse regelmäßige Anordnung der Elemente auf, besitzt aber keine plasmareichen Zellen. Es stellt uns dieser Schnitt die Ausbildungsstufe des vorderen Stamen zu einer Zeit dar, wo sich die Schichtzellenreihe in den anderen, fertilen Antheren der Knospe schon längst verdoppelt hat und die Streckung der Elemente des Tapetum beginnt.

Ein etwas älteres Stadium führt uns Fig. 5, Taf. I vor Augen. Es gibt uns dieselbe die Hälfte einer Anthere mit gleichfalls nur einem einzigen fertilen Fache wieder. In diesem Falle besteht dasselbe aus vier Pollenurmutterzellen, umgeben von den plasmareichen Tapetenzellen, die sich schon etwas radiär gestreckt haben, sowie aus 2—3 Reihen von Schichtzellen. Auch hier fehlen dem sterilen, inneren Fache, wie auch den beiden anderen, gleichfalls unfruchtbaren Fächern irgendwelche inhaltsreichen Zellen eines Archespor.

Die nächste Entwicklungsstufe dieser Form Staubblätter zeigt Fig. 6, Taf. I. Es hat zu diesem Zeitpunkte bei den übrigen Stamina der Blüte bereits die Vereinigung der Fächer stattgefunden. In dem fertil ausgebildeten, äußeren Fache dieses Organes befinden sich die Pollenmutterzellen in Tetradenteilung, während die Elemente des Tapetum zum größten Teile zusammengeschrumpft sind. Wir erblicken ferner in den unmittelbar unter der Epidermis liegenden Schichtzellen, die sich normal vergrößert haben, sowohl bei dem fertilen, als auch bei den sterilen Fächern Verdickungsleisten. Die anderen Reihen der Schichtzellen sind bereits teilweise mit dem Tapetum zusammengefallen. Unter den kleinen Epidermiszellen der Sutur erkennt man auch bei diesen Staubblättern in den wenigen Auflösungszellen die Ablagerung von Calciumoxalatkristallen. Das übrige Gewebe der Anthere besteht aus sehr dünnwandigen Parenchymzellen mit geringem Plasmawandbelage. Nur die Epidermis-

zellen, die sich wie bei den normalen, fertilen Thecae papillös gestalten, besitzen etwas kräftigere Membranen.

Damit wollen wir die Gruppe der teilweise reduzierten Staubblätter verlassen und uns zu der Entwicklung des völlig sterilen Organes wenden, dessen sichere Erkennung ebenfalls erst in einem etwas älteren Stadium der Knospe, an dem völligen Mangel inhaltsreich bleibender Zellen an den Kanten des Primordium möglich ist, zu einem Zeitpunkte etwa, wo in den normalen Thecae das Archespor gebildet wird.

In dem Fig. 7, Taf. I dargestellten Querschnitte eines jungen Staminodium erblickt man, wie in den fertilen Staubblättern an den Kanten des Hügels jene tangentialen Zellreihen, die bei den normalen Organen zur Anlage des Archespor führen, jedoch mit dem Unterschiede, daß die entstandenen Zellen bei dem Staminodium ohne stärkeren Inhalt bleiben. Die anderen Glieder des Andröceum sind in der Entwicklung bereits vorausgeschritten. Ihre Antheren zeigen außer dem Archespor noch das Tapetum und eine Reihe Schichtzellen.

Ein späteres Stadium des reduzierten Organes (Fig. 8, Taf. I) läßt ein allgemeines Wachstum der Thecae durch Zellvergrößerung erkennen. Außerdem hat in dem verflossenen Zeitraume eine neue Teilung der Elemente in der subepidermalen Zellreihe an den Kanten stattgefunden, so daß man nun an diesen Punkten 2—3 perikline Lagen inhaltsarmer Zellen beobachtet. Diese Ausbildungsstufe des Staminodium sei noch durch einen medianen Längsschnitt (Fig. 9, Taf. I) wiedergegeben.

Die folgende Abbildung (Fig. 10, Taf. I) führt uns den Querschnitt durch eine Theca des sterilen Stamen zur Zeit der Öffnung der fruchtbaren Antheren vor Augen. Ihre Epidermiszellen, die in der Größe denen der fertilen Organe gleichkommen, haben sich etwas weniger papillös als jene ausgestaltet. Die Elemente der Öffnungsnaht treten auch in dem völlig sterilen Staubblatte durch ihre Kleinheit hervor. In den unter ihr gelegenen Auflösungszellen, deren Anzahl nicht so groß wie in den normalen Antheren ist, bemerkt man ebenfalls Kristalle von Calciumoxalat. Die vergrößerten Zellen der subepidermalen Lage haben sich in derselben Weise wie in den fertilen Thecae zum Endothecium ausgebildet. Das übrige Gewebe der sterilen Anthere besteht aus parenchymatischen Zellen, deren Membranen jedoch zarter als die der fruchtbaren Staubblätter sind.

Vergleicht man nun die Antherenwandung des Staminodium (Fig. 7, 8 u. 10, Taf. I) mit der der sterilen Fächer der teilweise reduzierten Stamina (Fig. 4, 5 u. 6, Taf. I), so zeigt sich eine völlige Übereinstimmung in ihrem Baue, sowohl in der Zahl der periklinen Zellschichten, als auch in der Gestaltung und in den Eigenschaften der einzelnen Zellen.

Soviel über die beiden Formen des vorderen Staubblattes als reduziertes Organ.

Kommen wir nach allem diesen noch einmal auf die Entwicklung der Antherenfächer zurück.

Als erste Schicht gehen aus den plasmareichen, unter der Epidermis gelegenen Zellen bekanntlich stets die Pollenurmutterzellen, das Archespor, hervor, denen durch erneute Teilung der subepidermalen Elemente das Tapetum und die weniger inhaltsreichen Schichtzellen folgen.

Betrachtet man nun die Entwicklung der sterilen Organe der *Salpiglossis*. Auch aus ihrer subepidermalen Zellschicht nehmen neue Zellen ihren Ursprung, die man entsprechend den in den fertilen Organen stattfindenden Vorgängen als Pollenurmutterzellen, Tapetenzellen und Schichtzellen, je nach Anzahl der Lagen, ansehen könnte. Durch diese Annahme würde sich ergeben, daß diese Pollenurmutter- und Tapetenzellen mit ihrem reichen Inhalte auch die für sie charakteristischen Fähigkeiten, Teilung in Tetraden, usw., verloren hätten. Dies trifft aus folgenden Gründen nicht zu.

Das Archespor nimmt, wie bekannt, aus einer mehr oder weniger großen Fläche subepidermaler Zellen, die sich von dem unteren bis zu dem oberen Ende eines jeden Antherenfaches erstreckt, seinen Ursprung. Im Laufe unserer Untersuchungen konnte bei dem vorderen Staubblatte der *Salpiglossis* mehrmals beobachtet werden, daß diese Eigenschaft der unter der Epidermis liegenden Zellschicht, Archespor- und Tapetenzellen zu bilden, nicht wie gewöhnlich der gesamten Zellfläche des Faches zukam, sondern daß diese Fähigkeit auf eine einzelne Zelle oder auf eine kleine Gruppe derselben beschränkt blieb.

Aus der Zahl unserer Beobachtungen sei ein Beispiel näher angeführt. Die beiden äußeren Fächer der Anthere waren vollkommen normal fertil entwickelt. Von den inneren Fächern erwies sich das eine als vollständig steril, das andere zeigte in seinem unteren Teile sterile, in seinem oberen aber eine geringe fertile Ausbildung. Ein Querschnitt dieses Faches, wie ihn Fig. 11, Taf. I

darstellt, bietet uns folgendes. In den fertilen äußeren Fächern sind die Membranen der Pollenmutterzellen schon stark in der Verschleimung bezw. Auflösung begriffen, während das umgebende Tapetum sichtbar zusammengeschrumpft ist. Die Antherenscheidewand tritt durch ihre langgestreckten Zellen scharf begrenzt hervor mit einem einzigen, in das fertile Fach hineinragenden Plazentoide, das aus kleinen, plasmaarmen Zellen besteht. In dem sterilen Teile dieser Theca, der wie das übrige Gewebe des Konnektives und der Scheidewand nur inhaltsarme Zellen aufweist, können wir nur 2—3 perikline Reihen von Zellen, die ebenfalls wenig Plasma besitzen, erkennen.

Betrachten wir nunmehr einen Schnitt desselben Faches, jedoch aus dem oberen Teile der Theca, wie ihn Fig. 12, Taf. I wiedergibt. Auch hier sieht man das fruchtbar entwickelte, hintere Fach mit dem an dieser Stelle schon eingefallenen Plazentoide, sowie die an ihren langgestreckten Zellen erkennbare Antherenscheidewand. Unser besonderes Interesse wendet sich aber dem vorderen Antherenfache zu, das in diesem oberen Teile fertil entwickelt ist. Es wird dasselbe aus zwei Pollenurmutterzellen, umgeben von den ebenfalls inhaltsreichen Elementen des Tapetum, gebildet. Die Antherenwandung setzt sich wie bei den normalen Organen aus der Epidermis und drei Reihen von Schichtzellen zusammen. In bezug auf Größe der Zellen, Zahl und Anordnung ihrer Lagen zeigen dieselben eine völlige Übereinstimmung mit den periklinen Reihen des Fig. 11, Taf. I dargestellten, unteren, sterilen Teiles des Faches.

Nach diesen Tatsachen unterliegt es keinem Zweifel mehr, daß die periklinen Zellreihen der sterilen Fächer sowohl der teilweise, als auch der völlig reduzierten Antheren als Schichtzellen und nicht als in ihrer Entwicklung gehemmte Pollenmutter- bezw. Tapetenzellen zu betrachten sind. Es werden also, und dies sei für das folgende besonders hervorgehoben, von den subepidermalen Zellen in den sterilen Formen des Staubblattes niemals Archespor- oder Tapetenzellen gebildet, sondern nur Schichtzellen.

Aus allen diesen Beobachtungen ergibt sich, daß das vordere Staubblatt im Anfange seiner Rückbildung steht.

Im Anschlusse an die Besprechung der schwankenden Entwicklung dieses Organes sei noch mit einigen Worten auf folgendes hingewiesen. Schumann (1890, S. 426) sprach in seinen „Neuen Untersuchungen über den Blüthenanschluß“ die Vermutung aus: „Es wäre wohl denkbar, daß die der Anlage nach größeren Staub-

gefäße die kleineren unter Umständen derartig zwischen die Korollenwand und sich selbst pressen, daß diese sich nicht vollkommen entwickeln können, wie ich ähnliches für die Staubgefäße in den weiblichen Blüthen von *Melandryum album* früher nachgewiesen habe."

Diese wechselnde Ausbildung des vorderen Stamen läßt nun *Salpiglossis* besonders geeignet erscheinen, ihre Knospen auf diese Annahme Schumanns hin eingehend zu untersuchen.

Verfolgen wir die Entwicklung der Blüten unter diesem Gesichtspunkte, so ergibt sich, daß eine solche Pressung des vorderen Staubblattes von der Anlage der Stamina an bis zur Entstehung des Archespor nicht stattfindet. Es läßt sich daher diese verschiedene Gestaltung des Stamen nicht auf einen Kontakt mit anderen Blütenorganen zurückführen, sondern es müssen dieser Erscheinung andere Ursachen zugrunde liegen.

Schizanthus pinnatus Ruiz. et Pav.

Das Andröceum dieser als Zierpflanze bekannten Solanacee, über dessen Anlage Wydler in seinen morphologischen Mitteilungen (1866, S. 516) ausführlich berichtet, besteht, wie die geöffnete Blüte leicht erkennen läßt, aus zwei fertilen Staubblättern, die auf langen Filamenten aus der Kronenröhre hervorstehen, und drei Staminodien. Zwei von diesen befinden sich vor den Kelchblättern 2 und 5 (Eichler, Blüthendiagramme, 1. Teil, S. 203) und sitzen als farblose, häutige Körper auf kurzem Filamente am Rande der Kronenröhre der offenen Blüte. In der Knospe dagegen erkennt man an ihnen deutlich die Umrisse der Anthere (Textfigur 4). Das dritte Rudiment, welches den beiden anderen reduzierten Staubblättern gleichgestaltet ist, steht vor Sepalum 1. Es entspringt der großen Unterlippe, bleibt aber im Innern der Kronenröhre verborgen.

Beginnen wir nach dieser kurzen, allgemeinen Beschreibung des Andröceum unsere Untersuchung mit der Betrachtung der Organe in einer jungen Blütenknospe, wie sie Textfigur 5 im Querschnitte darstellt. Die beiden fertilen Staubblätter, die zuerst auf dem Blütenboden erscheinen, besitzen ovalen Grundriß. Die Anlagen der Staminodien hingegen sind bei weitem kleiner und zeigen einen fast runden Querschnitt. Ihr Gewebe besteht, wie das der normalen Stamina, in diesem Alter aus plasmareichen Parenchymzellen.

Bei weiterem Wachstume der Knospen nehmen die Höcker der fertilen Staubblätter an Ausdehnung rasch zu. Ihre Antheren erhalten nun die charakteristische vierkantige Form. — Die Staminodien hingegen gewinnen nur langsam an Breite. Ihren Querschnitt in diesem Blütenstadium gibt uns Fig. 1, Taf. II wieder.

Es folgt alsdann in den subepidermalen Zellen an den vier Kanten der beiden fertilen Antheren in der bekannten Weise die Bildung des Archespor (Fig. 3, Taf. II). In der Mitte des Konnektives tritt die Gefäßbündelanlage als ein aus kleinen dünnwandigen, inhaltsreichen Zellen bestehender Prokambiumstrang hervor. Auch in den Staminodien, welche sich vergrößert und einen nunmehr rechteckigen Querschnitt angenommen haben, werden in den subepidermalen Zellen an den Kanten einige tangentiale Wände, wie aus Fig. 2, Taf. II ersichtlich, angelegt.

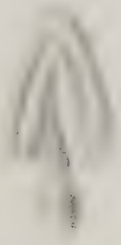

Fig. 4.
Staminodium des
Schizanthus pinnatus.
Vergr. 40.

Fig. 5.
Querschnitt einer
jungen Blütenknospe.
Vergr. 45.

Im weiteren Entwicklungsverlaufe wird in den beiden normalen Antheren durch eine neue tangentiale Zellwandreihe das Tapetum unter gleichzeitig fortgesetztem Wachstume des gesamten Organes gebildet. Diejenigen Zellen der Staminodien, aus denen bei den normalen Stamina die Antherenscheidewand hervorgeht, vermehren ihren Inhalt beträchtlich, so daß sie sich von den übrigen Zellen, die bereits zahlreiche Vakuolen enthalten, scharf abheben. Auch in diesen Organen ist im Innern des Konnektives und des Filamentes als Bündelanlage der Prokambiumstrang zu erkennen.

Durch nochmalige Teilung der subepidermalen Zellage hat sich die Schichtzellenreihe im fertilen Staubblatte verdoppelt. Die Pollenurmutterzellen, sowie die Tapetenzellen nehmen an Größe stetig zu. Erstere teilen sich durch eine tangentiale und mehrere radiale Wände in Pollenmutterzellen, letztere strecken sich besonders

in der Längsrichtung. Zu diesem Zeitpunkte tritt im Konnektive und im Filamente die Bildung der Spiralen in den Gefäßen ein. Betrachten wir nun die Staminodien derselben Knospe, so zeigt sich, daß die Zellen, die der Antherenscheidewand entsprechen, sich hauptsächlich durch radiale Wände geteilt haben. Sie zeichnen sich durch ihren reichen Inhalt aus, der, mit Safraninlösung behandelt, dunkelrote Farbe annimmt. Diese Entwicklungsstufe des reduzierten Staubblattes veranschaulicht Fig. 4, Taf. II, in der die soeben genannte Zellgruppe durch Schattierung bezeichnet ist.

Bei dem ferneren Wachstume der Blüte sehen wir in den langgestreckten Tapetenzellen der fertilen Stamina, wie bei *Salpiglossis sinuata*, eine Teilung des Kernes vor sich gehen. Die Veränderungen, die in den Staminodien auftreten, sind dagegen folgende. Es verlieren von nun an die Zellen unter der Öffnungsnaht langsam ihren Plasmareichtum unter gleichzeitiger Ablagerung von Kristallen in ihrem Innern (Fig. 5, Taf. II), währenddessen in dem Filamente erst jetzt die Bildung der Spiralen in den Gefäßen stattfindet. Bisher erfolgte die Entwicklung der drei Rudimente stets gleichmäßig; von diesem Zeitpunkte an bemerkt man aber bei der Mehrzahl der Knospen in dem vor Sepalum 1 stehenden Staminodium ein schnelleres Verschwinden des Plasma in den unter der Sutur gelegenen Zellen.

In den fertilen Antheren beginnen die zweikernigen Tapetenzellen zu verfallen, indes sich die Elemente des unter der Öffnungsnaht liegenden Gewebes der Antherenscheidewand reichlich mit Inhalt füllen. In ihnen erkennen wir nunmehr die Gruppe der Auflösungszellen, die uns schon in den Thecae der *Salpiglossis* begegnet waren und über deren Gestaltung und Funktion Náběl ek folgendes ausführt (1906, S. 1460). „Die Zellen heben sich von den übrigen Zellen des Septum scharf ab, da in ihrem Innern sich Tröpfchen einer dunklen Substanz finden, von denen die Zellen ganz erfüllt sind. Die Zellen sind sehr dünnwandig und die Wände werden vor der Dehiszenz aufgelöst, so daß an der Aufrißlinie unter der Epidermis in der ganzen Länge der Anthere ein Hohlraum entsteht.“ In den Staminodien hingegen macht die Verminderung des Plasmakörpers in den Elementen des unter der Sutur befindlichen Gewebeteiles, in den auch in diesen Organen ausgebildeten Auflösungszellen, weitere Fortschritte, so daß die farblosen Kristalle, deren Menge beträchtlich zugenommen hat, deutlich hervortreten.

Während die Pollenmutterzellen nun zur Tetradenbildung schreiten und das Tapetum vollständig verfällt, werden die Auflösungszellen in den fertilen Thecae stetig plasmaärmer. In ihnen werden von jetzt an farblose, sehr kleine Kristalle ausgeschieden. — In den Antheren der reduzierten Organe läßt sich zu diesem Zeitpunkte außer dem Verschwinden des größten Teiles des Plasmainhaltes in den Auflösungszellen noch eine beträchtliche Abnahme der Stärke ihrer Membranen feststellen.

Im weiteren Verlaufe der Blütenentwicklung nehmen die Epidermiszellen der fertilen Antheren, sowie die Elemente der beiden Schichtzellenreihen an Umfang bedeutend zu. Auch in diesen Organen zeigen die Wände der fast plasmafrei gewordenen Auflösungszellen nunmehr eine deutliche Verminderung ihrer Dicke. — In den reduzierten Gliedern desselben Andröceum sind die Membranen der Auflösungszellen, wie aus Fig. 6, Taf. II ersichtlich, in welcher aber die im Innern abgelagerten Kristalle nicht eingezeichnet wurden, immer zarter geworden.

Die Wände der Auflösungszellen in den fruchtbaren Antheren verschwinden während der folgenden Periode des Wachstumes der Organe so vollständig, daß eine Vereinigung der beiden Fächer bei gleichzeitigem Einfalle der Scheidewand in der noch geschlossenen Theca erfolgt. Die äußeren Membranen der Epidermis wölben sich papillös hervor und es gestalten sich die beiden Reihen der Schichtzellen in diesem Alter zum Endothecium aus. — In den reduzierten Antheren dagegen sind die Wände der Auflösungszellen in diesem Stadium vollständig resorbiert, so daß die Kristallmengen zum großen Teile auf den Boden des hierdurch entstandenen Hohlraumes hinabfallen. Zur selben Zeit wurden in den Elementen der Antherenwandung, wie Fig. 7, Taf. II wiedergibt, Verdickungsleisten angelegt.

Am Abschluß ihrer Ausbildung angelangt, springen die fertilen Thecae an der nur aus Epidermiszellen bestehenden Öffnungsnaht durch einen Längsriß auf. Gleichzeitig und auf dieselbe Art öffnen sich auch die Antheren der Staminodien.

Die Beschreibung der Entwicklung stützte sich bisher lediglich auf die Betrachtung von Querschnitten. Zur Ergänzung der an ihnen gemachten Beobachtungen wurden jedoch auch noch die radialen und tangentialen Längsschnitte der reduzierten Organe herangezogen. Sie lassen uns besonders deutlich den Verlauf der Öffnungszellen in der Anthere erkennen. Schon in jüngeren Stadien

der Staminodien bemerkt man, zumal an den tangentialen Schnitten, daß sich diese interessanten Elemente von dem unteren Teile der einen Theca ohne Unterbrechung über das Konnektiv hinweg zum unteren Ende der anderen Theca erstrecken. An ihre Stelle tritt in den älteren Rudimenten der aus diesen Zellen hervorgehende Hohlraum. Die Öffnung der sterilen Anthere erfolgt alsdann durch einen einzigen, über das Konnektiv hinweggehenden Riß.

An die Besprechung der Entwicklung des Andröceum sei die Erörterung des histologischen Baues der völlig ausgebildeten Rudimente geknüpft. Ein Blick auf unsere Präparate lehrt folgendes. Die Anlage der Verdickungsleisten bleibt in den Staminodien des *Schizanthus* nicht allein wie in den normalen Antheren auf die wenigen Elemente der Schichtzellen beschränkt, sondern sie findet auch, wie uns der Querschnitt (Fig. 7, Taf. II) zeigt, in dem größten Teile der Zellen der Epidermis statt, und zwar von den Zellen der Sutur bis fast zum Konnektivgewebe. Die Elemente der Öffnungsnaht bleiben hingegen wie in den fertilen Antheren klein und ohne jede Wandverdickung.

Die in den Auflösungszellen der fertilen und der sterilen Thecae befindlichen, äußerst kleinen Kristalle bestehen, wie die mikrochemische Untersuchung ergab, aus Calciumoxalat.

In einer größeren Anzahl der ziemlich dünnwandigen Elemente des Konnektives der Staminodien wurden, übereinstimmend mit den fertilen Organen, Sphärokristalle von Calciumphosphat in Verbindung mit organischen Substanzen beobachtet. Ihr erstes Auftreten im Konnektivgewebe beider Staubblattformen wurde zur Zeit der Schichtzellenverdoppelung in den fruchtbaren Antheren festgestellt.

Der Gefäßbündelstrang in den sehr kurzen Filamenten der Staminodien hat gegenüber dem der fertilen Stamina einen viel kleineren Umfang. Es verlaufen in ihm nur 4—5 Spiralgefäße, während deren Zahl in den normalen Organen zwischen 16 und 20 schwankt. Im gleichen Verhältnisse wie die Gefäßteile stehen auch die Siebteile zueinander. Im Filamente der reduzierten Organe ist derselbe nur schwach entwickelt, in dem der fertilen Staubblätter dagegen reichlich ausgebildet.

Fassen wir nun unsere Beobachtungen über die Staminodien des *Schizanthus* kurz zusammen. Niemals nehmen aus der subepidermalen Zellreihe Archesporzellen ihren Ursprung, sondern es gehen lediglich zwei Lagen Schichtzellen, die sich später zum Endothecium ausbilden, aus ihr hervor. Die für die Öffnung der Anthere

wichtigen Auflösungszellen werden in ihnen ausgebildet, rufen aber infolge ihrer anomal zahlreichen Teilung eine weitgehende Änderung in den Thecae hervor.

Erwähnt sei am Schlusse noch, daß bei den untersuchten Blüten niemals eine Abweichung von der beschriebenen Ausbildung des Staubblattkreises bemerkt wurde.

Catalpa bignonioides Walt.

Das Andröceum dieser Bignoniacee wird, wie bekannt, aus zwei fertilen Staubblättern und drei fadenförmigen Staminodien, die dem hinteren mittleren und den beiden benachbarten, seitlichen Gliedern des Staminalkreises der zygomorphen Blüte entsprechen, gebildet. Die äußere Gestalt dieser Rudimente ist im allgemeinen sehr beständig und unter sich übereinstimmend. Ihre bei weitem dünneren Filamente, die nur ein Drittel der Länge der normalen Staubblätter erreichen, enden mit einem kleinen, keulenförmigen Gebilde, das jedoch nicht mehr an die Form einer Anthere erinnert (Textfigur 6). Bei der Untersuchung von über 700 offenen Blüten wurden an diesen drei Organen folgende abweichende Gestaltungen beobachtet. Bei den seitlichen Staminodien fanden sich an 10 Exemplaren je eine kleine, Pollenkörner enthaltende Theca vor; bei dem hinteren Rudimente war diese Ausbildung nur ein einziges Mal zu bemerken. Bei diesem letztgenannten fehlte sogar nicht allzuselten das Köpfchen, so daß das Filament in eine Spitze auslief.

Fig. 6.
Oberer Teil des köpfchentragenden Staminodium.
Vergr. 23.

Die Beobachtung der Entwicklung des Andröceum sei mit einer Knospe begonnen, in der bereits die drei Staminodien als kleine Hügel von rundem Grundrisse auf dem Blütenboden angelegt worden sind. Die Primordien der fertilen Stamina, deren Querschnitt oval ist, besitzen hingegen bereits eine größere Gestalt. Beide Formen von Staubblättern bestehen in diesem Alter aus plasmareichem Gewebe.

Während der weiteren Entwicklung der reduzierten Organe gelang es niemals weder in der Epidermis kleinere Zellen, die auf die Ausbildung der Öffnungsnaht hingedeutet hätten, noch in den Elementen der subepidermalen Schicht irgendwelche tangentiale

Wände, die man als die Anlagen eines Antherenfaches hätte auffassen können, nachzuweisen.

Fig. 8, Taf. II führt uns den Querschnitt des keulenförmigen Endes eines jungen Staminodium vor Augen. Sein gleichartiges Gewebe setzt sich aus parenchymatischen, inhaltsarmen Zellen zusammen. Im Innern des Köpfchens erkennt man die Bündelanlage als Prokambiumstrang. Zu diesem Zeitpunkte haben sich dagegen in den Antheren der fertilen Stamina schon sämtliche Zellschichten gebildet und es teilen sich bereits die Pollenurmutterzellen durch tangentiale Wände in Mutterzellen.

Auf die Darstellung der weiteren Vorgänge beim Wachstume der Rudimente können wir, da in ihnen keine charakteristischen Zellteilungen auftreten, verzichten und uns auf die Besprechung des histologischen Baues der völlig entwickelten Organe beschränken. Einen medianen Längsschnitt durch das keulenförmige Ende eines Staminodium bringt Fig. 9, Taf. II zur Anschauung. Das Gewebe desselben wird aus plasmaarmen, regellos aneinander liegenden Parenchymzellen gebildet, in dessen Mitte das Gefäßbündel mit Tracheiden endet. Auch in den Querschnitten des Köpfchens (Fig. 1, Taf. III) ist es nicht möglich, irgendwelche regelmäßige Anordnung der Elemente, die noch den Schichten eines Antherenfaches entsprechen, zu entdecken.

Vergleicht man nun den Querschnitt durch das Köpfchen des jungen Staminodium (Fig. 8, Taf. II) mit dem soeben besprochenen (Fig. 1, Taf. III), so sieht man, daß das Wachstum des Organes im allgemeinen lediglich auf einer Vergrößerung der Zellen beruht.

Eine noch geringere Ausbildung zeigt uns die in eine Spitze auslaufende, seltenere Form des Rudimentes. Der mediane Längsschnitt des oberen Teiles (Fig. 10, Taf. II) läßt, entsprechend seiner äußeren Gestalt, eine Anschwellung nicht mehr erkennen. Auch der Querschnitt, den Fig. 2, Taf. III wiedergibt, bietet uns keine Merkmale der Anthere.

Nach der Betrachtung der oberen Gewebeteile der Stamina wollen wir noch einen Blick auf den Bau ihrer Filamente werfen. Die schon äußerlich sichtbare, schwächere Ausbildung tritt in den Querschnitten noch deutlicher zutage. Während der Gefäßbündelstrang in den fertilen Organen einen sehr großen Teil des Querschnittes einnimmt, ist bei den Köpfchen tragenden Staminodien sowohl der Gefäßteil, als auch der diesen umgebende Siebteil bei weitem weniger umfangreich ausgebildet. Noch schwächer ent-

wickelt zeigt sich das Gefäßbündel in dem in eine Spitze auslaufenden Rudimente, dessen unterer Teil in Größe und Aufbau völlig seinem oberen (Fig. 2, Taf. III) gleicht. Besonders charakteristisch für die reduzierten Organe ist außerdem das vollständige Fehlen des kielartigen Gewebewulstes, der sich bei dem tordierten Filamente des fertilen Staubblattes auf der morphologischen Außenseite seiner ganzen Länge nach hinzieht.

Von einer Untersuchung der Thecae tragenden Staminodien mußte wegen ihres schon oben erwähnten seltenen Vorkommens abgesehen werden, da die Durchmusterung zahlreicher Knospenquerschnitte nach einem solchen Stadium ergebnislos verlief.

Auch Familler hat die Staminodien der *Catalpa bignonioides* Walt. zu seinen Untersuchungen herangezogen und berichtet über deren histologischen Bau im speziellen Teile seiner Arbeit folgendes (1896, S. 141): „Schon bei den normalen Staubblättern differenzirt sich das Zellgewebe der Archesporanlage nur wenig von dem sterilen Gewebe und ist nur durch den auffälligen Plasmagehalt erkenntlich. Immerhin aber kann man auch in den jungen Staminodien reich plasmatische Zellpartien erkennen, welche senkrechte Zellwände durch zwei Periklinen zeigen, und besonders das mittlere der drei Staminodien zeigt oftmals auch äußerlich noch die allgemeinen Umrisse der Staubblätter."

Wie zu ersehen ist, weichen unsere Beobachtungen über die Entwicklung dieser reduzierten Organe nicht unerheblich von denen Familers ab. Niemals war es uns möglich, besonders inhaltsreiche Zellen, die auf die Anlage eines Archespor hindeuten, in dem Gewebe weder des hinteren Staminodium, noch der beiden seitlichen Rudimente nachzuweisen. Es gelang uns ferner nicht, in den keulenförmigen Anschwellungen perikline Zellreihen, in denen man noch die Schichten eines Antherenfaches erblicken könnte, wahrzunehmen. Außerdem wurde die seltenere Ausbildung des eine Theca tragenden Staminodium hauptsächlich an den beiden seitlichen Rudimenten beobachtet, dagegen, wie schon oben erwähnt, nur einmal an dem mittleren, hinteren Organe. Es liegt nun die Vermutung nahe, daß es sich bei der von Familler beschriebenen *Catalpa bignonioides*, deren große, weiße Blumenblätter „blaugetupft" sind, um eine der unsrigen *Catalpa bignonioides*, die weiße, „rotbraun" punktierte Blumenkronen hervorbringt, nahestehende Art oder um eine Abart handelt, die diese ähnliche Ausbildung des Staubblattkreises zeigt.

Aus unseren Untersuchungen geht hervor, daß die Rückbildung dieser drei Staubblätter bereits ziemlich weit fortgeschritten ist. Im oberen Teile des Primordium findet lediglich in seinem Innern noch eine geringe, regellose Zellteilung statt, die zu der Bildung des Köpfchens führt, das alsdann durch das interkalare Wachstum des unteren Teiles des Primordium, des Filamentes, in die Höhe gehoben wird. Sein weiteres Wachstum beruht einzig und allein auf der Volumenzunahme der Elemente. Erfolgen selbst diese wenigen inneren Zellteilungen im oberen Teile der Staubblattanlage nicht mehr, so nimmt das Rudiment bei der alsdann eintretenden Streckung die gleichmäßig dünne, fadenförmige Gestalt an, wie sie uns die seltenere Form des Staminodium bietet.

Gratiola officinalis L.

Der Staubblattkreis der *Gratiola officinalis* wird aus zwei fertilen Stamina und drei Staminodien gebildet. Von diesen tragen zwei, die beiden vorderen Glieder, sehr kleine, sterile Antheren auf langen, dünnen Filamenten (Textfiguren 7 u. 8). Das dritte hingegen ist zu einem kleinen, unscheinbaren Höcker reduziert, der die Stelle des hinteren Staubblattes einnimmt. Die Gestaltung dieses Rudimentes in den einzelnen Knospen des Blütenstandes, sowie seine Ausbildung während der ganzen Dauer der Blütezeit dieser Scrophulariacee ist schon oft der Gegenstand von Abhandlungen gewesen. In Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Heinricher (1894, S. 88), Familler (1896, S. 153) und Polak (1900, S. 130) konnte in unserem Materiale, das zu Anfang der Blütezeit gesammelt wurde, dasselbe als deutlich sichtbares Zäpfchen von ziemlich beständiger Größe nachgewiesen werden. Nur in seltenen Fällen ließ sich, wie auch Polak angibt, eine schwächere Ausbildung des Hügels wahrnehmen. Im Gegensatze zu den Angaben Heinrichers und Familler wurde jedoch das Rudiment auch in den letzten Blüten derselben Stauden (Ende September) und zwar noch als gut ausgebildeter Höcker aufgefunden.

Fig. 7. Oberer Teil des vorderen Staminodium. Vorderseite.

Fig. 8. Oberer Teil des vorderen Staminodium. Rückseite.

Vergr. 35.

Die Entwicklungsgeschichte der Blüte der *Gratiola* hat Muth (1899) studiert; es sei hier auf die für uns interessante Be-

schreibung der Anlage der einzelnen Glieder des Andröceum hingewiesen.

Setzen wir mit der Beobachtung des Wachstumes der Staubblätter zu der Zeit ein, wo in der Knospe das zuletzt auftretende hintere Staminodium bereits als kleiner, plasmareicher, aus nur wenigen Zellen bestehender Hügel auf dem Blütenboden sichtbar ist. Ein Vergleich der Querschnitte der Primordien der beiden vorderen Staminodien (Fig. 3, Taf. III) mit denen der fertilen Staubblätter zeigt die bei weitem breitere und größere Anlage der letzteren. In der Mitte der inhaltsreichen Gewebehöcker dieser vier Organe bemerkt man die Anlage des Gefäßbündels als Prokambiumstrang.

Während des ferneren Wachstumes der Knospe wird in den Thecae der fertilen Staubblätter das Archespor durch tangentiale Membranen in den subepidermalen Zellen gebildet. Bei den vorderen Staminodien läßt sich dagegen nur eine geringe Verbreiterung des Hügels nachweisen. In den Querschnitten ihrer Anthere heben sich die kleinen, inhaltsreichen Zellen der Öffnungsnaht von dem übrigen, schon plasmaarmen Gewebe deutlich ab.

Es entsteht nun in den normalen Staubblättern durch eine neue perikline Wandreihe das Tapetum. Gleichzeitig beginnen die vom Konnektive abstehenden Thecae sich nach oben und nach unten in die Länge zu strecken. — An den beiden vorderen reduzierten Stamina hingegen ist in diesem Alter der Knospe nur ein langsames Wachstum in die Breite festzustellen. Das hintere Rudiment verharrt auf seiner Anlage als Höcker. Einzig und allein folgt es der Blütenentwicklung durch Vergrößerung seiner Zellen, deren einst reicher Inhalt jetzt nur noch als Wandbelag vorhanden ist.

Die Schichtzellenreihe der fruchtbaren Antheren hat sich in dem vergangenen Zeitraume bei anhaltendem Längenwachstume der Thecae verdoppelt. In den Filamenten der normalen Organe beobachtet man in diesem Stadium die Bildung der Spiralen in den Gefäßen. Die Antheren der Staminodien haben sich, wie der Querschnitt Fig. 4, Taf. III veranschaulicht, noch etwas verbreitert. Auch bei ihnen tritt nunmehr eine Längsstreckung der seitwärts abstehenden Thecae, besonders nach oben, ein.

Im weiteren Verlaufe stellen sich bei den fertilen Staubblättern im Konnektive zahlreiche Zellteilungen ein, die zur Bildung seiner schildförmigen Gestalt führen. Die Elemente des Tapetum, sowie

die der zwei inneren Reihen von Schichtzellen, die klein bleiben, verfallen langsam, währenddessen die Pollenmutterzellen zur Tetradenteilung schreiten. In den Filamenten der beiden vorderen Staminodien derselben Blüte entstehen erst zu diesem Zeitpunkte die Spiralen in den Gefäßen. Ihre Thecae setzen auch jetzt noch, wenn auch langsam, ihre Streckung in die Länge fort (Fig. 5, Taf. III).

Die Zellen der Epidermis und die der ersten Schichtzellenreihe in den normalen Thecae haben auf dieser Entwicklungsstufe eine beträchtliche Größe erreicht. In den letztgenannten Elementen werden von nun an Membranverdickungen angelegt. Gleichzeitig erfolgt in den Fächern der Zerfall der Tetraden in Pollenkörner. Die Antheren der beiden vorderen reduzierten Organe weisen hingegen kein nennenswertes Wachstum auf.

Nachdem das Tapetum und die beiden inneren Schichtzellenreihen der normalen Thecae fast vollständig verschwunden sind, löst sich die Antherenscheidewand von den Epidermiszellen ab und fällt in sich zusammen. — Betrachten wir in derselben Blüte die beiden vorderen Rudimente. Der Querschnitt durch das nur schwach entwickelte Konnektiv und eine Theca, wie ihn Fig. 6, Taf. III darstellt, zeigt uns folgendes. In dem plasmaarmen Gewebe dieser Antherenhälfte nimmt man lediglich die beiden Reihen der Schichtzellen und die durch ihre kleinen Epidermiszellen auffallende Öffnungsnaht wahr. — Das fünfte, hintere Staubblatt, in dem auch bis jetzt eine weitere Zellteilung nicht erfolgt ist, führt uns Fig. 7, Taf. III als Querschnitt vor Augen.

Erst nach Öffnung der fertilen Antheren treten in einigen subepidermalen Elementen der Thecae der vorderen Staminodien einzelne Verdickungsleisten, wie aus Fig. 8, Taf. III ersichtlich, auf.

An die Besprechung der Entwicklung des Andröceum sei die Betrachtung des histologischen Baues der am Endpunkte ihrer Ausbildung stehenden reduzierten Organe geschlossen. Beginnen wir zuerst mit den beiden vorderen Rudimenten. Das gesamte Gewebe ihrer Thecae besteht aus äußerst dünnwandigen, inhaltsarmen Zellen, die infolge ihrer zarten Membranen leicht den Turgor verlieren und in sich zusammenfallen. Man erkennt in der Antherenhälfte (Fig. 8, Taf. III) die beiden Lagen der Schichtzellen, in deren äußeren Reihe noch die Wandverdickungen angelegt worden sind. Des weiteren heben sich die kleinen Epidermiszellen der Öffnungsnaht von dem übrigen Gewebe scharf ab. Das Konnektiv dieses Staminodium, dem die schildförmige Gestaltung des normalen

Organes vollständig fehlt, ist nur gering entwickelt und setzt sich aus plasmaarmen, verhältnismäßig dünnwandigen Zellen zusammen. Ein Vergleich der Querschnitte der Filamente der fruchtbaren Glieder mit denen der Staminodien zeigt auch hier, wie schon die äußeren Formen vermuten lassen, eine schwächere Ausbildung in sämtlichen Teilen der letztgenannten. Während in dem bei weitem stärkeren Filamente des fertilen Stamen der Fibrovasalstrang einen großen Teil des Querschnittes einnimmt, wird er bei den Rudimenten nur von 2—3 Spiralgefäßen und einem nur wenig entwickelten Siebteile gebildet. Bei den fertilen Organen umschließt derselbe den Gefäßteil, im Staminodium hingegen liegt er auf der morphologischen Außenseite des Bündels.

Das hintere Rudiment, dessen innerer Bau aus dem medianen Längsschnitte (Fig. 9, Taf. III) ersichtlich ist, besteht aus nur wenigen, inhaltsarmen, langgestreckten Elementen. Der Längsschnitt, wie auch die Querschnitte desselben lassen weder im Gewebehöcker selbst, noch in den nächstgelegenen Teilen der Korolle ein Gefäßbündel erkennen.

Bereits Familler beschäftigte sich mit der Gestalt und dem anatomischen Baue der reduzierten Organe der *Gratiola* und berichtet über seine Beobachtungen im speziellen Teile seiner Abhandlung (1896, S. 152) mit folgenden Worten: „Die beiden vorderen Staminodien zeigen im geringen Maaße die äußere Form der Antheren und auf dem Querschnitte noch deutlich die Bildung von periklinen Zellreihen, die im jugendlichen Zustande der Gebilde reich mit Plasma gefüllt sind. In Übereinstimmung mit Heinricher's Beobachtung fand ich in den ersten Blüthen der Inflorescenz noch das fünfte Staubblatt als ein kurzes, keulenförmiges Gebilde, ohne weitere Ausbildung und innere Zellendifferenzirung für ein Archespor, während gegen Ende der Blüthezeit dieses Staminodium nicht mehr zu entdecken war."

Diese Ausführungen Famillers über die Staminodien der *Gratiola* stimmen, wenn wir von der schon oben erörterten, gegenteiligen Beobachtung über das Auftreten des hinteren Rudimentes absehen im allgemeinen mit den Ergebnissen unserer Untersuchungen überein. Unerwähnt ist jedoch die interessante Ausbildung der subepidermalen Schicht zum Endothecium geblieben.

Mit wenigen Worten seien nochmals die wichtigsten Punkte über die in der Rückbildung stehenden Organe zusammengefaßt. In dem oberen Teile der schon kleiner angelegten Primordien der

vorderen Staminodien treten im Verlaufe ihres Wachstumes noch die Zellteilungen auf, die zur Bildung der Thecae führen. Allein, es gehen aus ihren subepidermalen Elementen niemals Archesporzellen hervor, sondern nur zwei Lagen von Schichtzellen, deren äußere noch zur Faserschicht wird. Das hintere Organ hingegen bleibt überhaupt auf der Stufe der Anlage stehen und wächst lediglich durch Volumenzunahme seiner Zellen.

Linaria cymbalaria L.

Den Bau des Andröceum dieser weitverbreiteten Scrophulariacee und die Gestalt der einzelnen Glieder, deren Anlage Vöchting in seiner Abhandlung „Über Blüthen-Anomalien" (1898, S. 448) in eingehender Weise beschreibt, können wir als bekannt voraussetzen.

Mit der Betrachtung einer Knospe, auf deren Blütenboden soeben das letzte Staubblatt, das Staminodium, angelegt worden ist, wollen wir die Untersuchung der weiteren Entwicklung der Primordien beginnen. Der Querschnitt durch die Blüte in diesem Alter zeigt uns das Rudiment als kleinen Hügel. Die Anlagen der übrigen vier Stamina besitzen gegenüber der des reduzierten Organes einen 6—8 mal größeren Grundriß. Sämtliche fünf Höcker bestehen aus inhaltsreichem Gewebe, in dessen Mitte man den Prokambiumstrang des Gefäßbündels als eine Gruppe kleiner Zellen wahrnimmt.

In den subepidermalen Zellen, die an den Kanten der vier größeren schnell heranwachsenden Staubblattanlagen liegen, entsteht in der bekannten Weise das Archespor. — Das Staminodium nimmt nur wenig an Größe zu. Seine Elemente weisen bereits zahlreiche Vakuolen auf, so daß das Gewebe, mit dem der normalen Organe verglichen, plasmaarm erscheint.

Es erfolgt nunmehr in den Thecae der fertilen Staubblätter die Bildung des Tapetum. Zu demselben Zeitpunkte findet in den Gefäßen der normalen Filamente die Anlage der Spiralen statt. — In dem reduzierten Organe läßt sich hingegen auch in diesem Entwicklungsstadium der Knospe nur ein geringer Fortschritt in der Ausbildung feststellen, der außer einer unbedeutenden Volumenzunahme hauptsächlich in der Teilung einiger Zellen im Innern des Organes besteht.

Die Schichtzellenreihe wird im weiteren Verlaufe in den normalen Antheren durch in ihr auftretende Membranen verdoppelt.

Von nun an verfallen die Elemente des Tapetum langsam und es trennen sich in den einzelnen Fächern die Pollenmutterzellen. — In dem Staminodium derselben Blüte sind, wie aus den Querschnitten hervorgeht, noch eine größere Anzahl von Zellteilungen im Innern des Köpfchens erfolgt, ohne daß jedoch das Organ eine wesentliche Zunahme an Umfang erfahren hat.

Gleichzeitig mit der Tetradenbildung der Pollenmutterzellen beobachten wir in den fruchtbaren Thecae eine Vergrößerung der Elemente ihrer äußeren Schichtzellenreihe. Die Zellen der anderen, inneren Lage bleiben hingegen klein und fallen später mit dem Tapetum zusammen. — Erst zu diesem Zeitpunkte werden in den Gefäßen des Rudimentes, das nur langsam heranwächst, die Spiralen gebildet.

In den fertilen Antheren verschwinden nun die Tapetenzellen fast vollständig und in den Fächern vollenden die Pollenkörner ihre Ausbildung. — Der Querschnitt des Staminodium in diesem Alter, den Fig. 10, Taf. III darstellt, weist nur wenig Veränderung auf. Man beobachtet in ihm die Zellen der Sutur, sowie einige unter ihr liegende, langgestreckte Zellen, die der Scheidewand in der fertilen Anthere entsprechen.

Während des folgenden Zeitraumes gestalten sich in den normalen Thecae die Elemente der noch erhaltenen Schichtzellenreihe zum Endothecium aus. — In dem reduzierten Staubblatte nehmen nunmehr die unter der Epidermis liegenden Zellen ebenfalls an Volumen zu, so daß sie schließlich denen in den fertilen Organen an Größe gleichkommen. Sie heben sich dadurch von dem inneren, kleinzelligen Gewebe scharf ab. Betrachten wir noch den Längsschnitt des Rudimentes auf dieser Entwicklungsstufe (Fig. 1, Taf. IV). Auch er zeigt uns natürlich die vergrößerten, subepidermalen Elemente. Besonders deutlich tritt aber in ihm die auf der Innenseite des Staminodium befindliche Einschnürung zutage. Diese Einfurchung, die quer über das Köpfchen des Rudimentes hinweggeht, gibt uns den Verlauf der Öffnungsnaht an.

Nachdem nun die fertilen Antheren ihre Ausbildung vollendet haben und zur Öffnung bereit sind, werden auch im Staminodium in den subepidermalen Zellen Verdickungsleisten, wie aus dem Querschnitte Fig. 11, Taf. III ersichtlich, angelegt. Fast ausnahmslos ist das Rudiment zu diesem Zeitpunkte, der Öffnung der Blüte, zum größten Teile in sich zusammengefallen. An einzelnen turgeszenten Organen konnte jedoch die Struktur festgestellt werden.

Der histologische Bau des völlig entwickelten Staminodium (Textfigur 9) ist folgender. Das Gewebe des Köpfchen besteht aus äußerst zartwandigen Zellen, in denen der Plasmakörper nur einen dünnen Wandbelag bildet. Lediglich die fibrösen Zellen weisen eine etwas stärkere Membran auf. Wie aus den Quer- und Längsschnitten hervorgeht, erstreckt sich diese Endotheciumbildung auf die subepidermalen Elemente, die zu beiden Seiten der Öffnungsnaht liegen. Durch ihre Größe heben sich dieselben von den Elementen des übrigen Gewebes ab. Die in den jungen Organen durch ihre Kleinheit auffallenden Zellen der Öffnungsnaht treten in dem völlig entwickelten Rudimente nur wenig hervor. Das kurze Filament, dessen Querschnitt Fig. 12, Taf. III darstellt, zeigt einen bei weitem geringeren Durchmesser als das der fertilen Stamina. Sein Gewebe, das nur unbedeutende Interzellularen führt, setzt sich im Gegensatze zu dem in den normalen Staubblättern aus viel kleineren, langgestreckten Zellen zusammen. Das Gefäßbündel dieses Rudimentes ist auf ein oder zwei Spiraltracheen bezw. Tracheiden reduziert, begleitet von einem ebenfalls nur schwach ausgebildeten Siebteile, der auf der Außenseite des Bündels liegt. Während die Spiraltracheiden im unteren Teile des Köpfchens enden, setzen sich, wie Fig. 1, Taf. IV veranschaulicht, noch einige langgestreckte, etwas inhaltsreichere Zellen bis in den oberen Teil des Staminodium fort.

Fig. 9. Staminodium von der Seite gesehen. Vergr. 45.

Vergleichen wir nun unsere Beobachtungen mit den Angaben Famillers über die Gattung *Linaria* in seinen biogenetischen Untersuchungen. Er sagt (1896, S. 152): „Das Staminodium aller Arten zeigt nur einen geringen Rest der Antherenanlage. Aeußerlich bemerkt man noch verschiedene Einschnürungen und im Innern eine Zelltheilung, die kaum über die zweite Perikline hinausführte. Die hypodermale Zellreihe entwickelt sich ähnlich der normalen Antherenbildung bald ziemlich stark zu langgestreckten Zellen, während die inneren Zellen verhältnissmässig klein bleiben. Zweck der Staminodien ist wohl die Direction des besuchenden Insektes, da sie gerade dem Sporne gegenüberliegen und nebenbei wohl auch geringe Secretion, die am deutlichsten ausgesprochen erscheint bei *L. alpina*, wo die hypodermale Zellreihe an beiden Seiten stark gestreckt ist und reichen Plasmainhalt birgt. Aehnlich, aber nicht

ganz so stark ausgebildet, ist es bei *L. vulgaris* und, noch etwas geringer entwickelt, bei *L. cymbalaria*, wiewohl die Staminodien all der untersuchten Arten seitlich in zwei Einbuchtungen Drüsengewebe zeigen, das aus kleinen, aber sehr plasmareichen Zellen gebildet wird."

Diesen letzten Angaben Famillers über den Bau des Staminodium können wir jedoch nach unseren Beobachtungen nicht beistimmen. Wie uns die Entwicklung des Rudimentes lehrt, handelt es sich bei den von ihm erwähnten beiden seitlichen Einbuchtungen nicht um Drüsengewebe des Organes, sondern es sind dies lediglich die kleinen, ein wenig inhaltsreicheren Zellen der Öffnungsnaht, die in diesem Rudimente noch zur Ausbildung gelangt. Ein Sekret haben wir an dem Staminodium nicht wahrgenommen. Schon ein Blick auf dieses reduzierte Organ, das aus so plasmaarmem, äußerst leicht kollabierendem Gewebe besteht und ein so winziges Gefäßbündel enthält, läßt die Annahme, daß es zur Sekretion diene, sehr fraglich erscheinen. Unerwähnt ist hingegen in der genannten Arbeit die für den Verlauf der Reduktion nicht unwichtige Ausgestaltung der subepidermalen Zellen zur fibrösen Schicht geblieben.

Unsere Beobachtungen über die Entwicklung des Staminodium können wir in folgenden Worten zusammenfassen. Das Köpfchen des Rudimentes geht aus dem oberen Teile des sehr kleinen Primordium durch eine nur wenig umfangreiche Zellteilung hervor. Diese schwach entwickelte Anthere zeigt aber noch deutlich den Verlauf der Öffnungsnaht als Einschnürung. Niemals entstehen aus der subepidermalen Schicht des Körpers Archespor- oder Tapetenzellen, sondern lediglich Schichtzellen, die sich später zum Endothecium ausgestalten.

Erwähnt sei schließlich, daß die Zahl und Form der Glieder des Andröceum bei *Linaria cymbalaria* sehr beständig ist. In den entfalteten Blüten bietet uns jedoch das Staminodium eine verschiedene Gestalt, die im allgemeinen auf dem Zusammenfall des Rudimentes beruht. Als einzige Abweichungen von dem beschriebenen Baue wurden bei der großen Anzahl von untersuchten Knospen nur einmal ein zweites Staminodium als sechstes Glied des Staubblattkreises und in einem anderen Falle ein längeres Filament des reduzierten Staubblattes beobachtet.

Antirrhinum majus L.

Auch bei dieser Scrophulariacee können wir den Bau des Andröceum als bekannt voraussetzen. Mit der Untersuchung der Entwicklung seiner Glieder wollen wir wieder zu einem Zeitpunkte beginnen, wo in der Knospe soeben das fünfte, letzte Stamen, das Rudiment, als kleiner, plasmareicher Hügel auf dem Blütenboden sichtbar geworden ist. Die Anlagen der übrigen vier, fertilen Organe, die gleichfalls aus inhaltsreichen Zellen bestehen, weisen in diesem Alter einen bereits bei weitem größeren Querschnitt auf.

In den Höckern der fertilen Stamina treten alsbald in den subepidermalen Zellen an den Kanten die ersten tangentialen Wände, die zur Archesporbildung führen, auf. Das Staminodium hingegen hat sich nur wenig vergrößert. In seinem Querschnitte erkennt man in der Mitte an den kleinen Zellen die geringe Gefäßbündelanlage als Prokambiumstrang.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung entsteht in den fertilen Antheren durch eine neue perikline Zellwandreihe das Tapetum, gleichzeitig teilt sich auch das Archespor durch tangentiale Membranen in 2—3 Lagen Pollenmutterzellen. In diesem Stadium beobachtet man die Bildung der Spiralen in den Gefäßen ihrer Filamente. Das reduzierte Organ, dessen Elemente bereits zahlreiche große Vakuolen enthalten und dadurch plasmaarm erscheinen, folgt nur langsam durch Volumenzunahme seiner Zellen dem Wachstume der normalen Glieder.

Die unter der Epidermis liegende Schichtzellenreihe der fertilen Antheren verdoppelt sich jetzt durch in ihr auftretende perikline Wände, während die Pollenmutterzellen sich durch erneute Teilungen fortgesetzt reichlich vermehren. Die an der Antherenscheidewand liegenden Tapetenzellen strecken sich von nun an stark in radiärer Richtung. — Betrachten wir den Querschnitt des Staminodiums derselben Blüte, so zeigen sich in seinem Gewebe nunmehr zwei perikline Reihen von Zellen unter der Epidermis, die sich jedoch weder durch einen Unterschied in der Größe noch durch andere Merkmale von den übrigen plasmaarmen Elementen abheben. Die Zellen der Öffnungsnaht treten bei diesem Organe, obgleich eine Einschnürung ihren Verlauf kennzeichnet, nicht mehr scharf hervor. Erst zu diesem Zeitpunkte werden in den Gefäßen des Rudimentes die Spiralen angelegt.

Während des weiteren Wachstumes der fertilen Organe vergrößern sich die Elemente der äußeren Schichtzellenreihe bedeutend. Die innere Lage derselben bleibt hingegen klein und verfällt mit dem Tapetum. — Das Staminodium zeigt auch in diesem Alter nur einen geringen Fortschritt in der Entwicklung, der lediglich auf Volumenzunahme seiner Zellen beruht.

Nachdem das Tapetum verschwunden ist und die Tetraden sich in Pollenkörner getrennt haben, löst sich die Antherenscheidewand von der Epidermis ab und schrumpft zusammen. Gleichzeitig wird die subepidermale Zellschicht zum Endothecium ausgebildet. — Das Staminodium, das sich nur noch wenig vergrößert hat, steht nunmehr auf der höchsten Stufe seiner Entwicklung. Bei der jetzt eintretenden Öffnung der Blüte fällt es fast immer in sich zusammen.

Fig. 10. Staminodium des *Antirrhinum majus* von der Seite gesehen. Vergr. 40.

Betrachten wir den Bau des völlig entwickelten Rudimentes, dessen äußere Form uns Textfigur 10 vor Augen führt. Das gesamte Gewebe des reduzierten Staubblattes besteht aus plasmaarmen, äußerst dünnwandigen Parenchymzellen. Ein Unterschied der einzelnen Zellschichten der Antherenwandung, wie man ihn in den fertilen Thecae beobachtet, läßt sich in dem Staminodium nicht feststellen. In den subepidermalen Zellen der reduzierten Anthere konnte trotz Untersuchung zahlreichen Materiales die Anlage von Membranverdickungen nicht wahrgenommen werden. Nun zur Ausbildung der Epidermis. Während in den normalen Antheren die Größe ihrer Zellen vom Konnektive nach der Sutur hin stetig abnimmt, tritt diese Gestaltung bei dem Rudimente kaum hervor. Man bemerkt nur einige schmälere Zellen in der schon äußerlich sichtbaren Einschnürung des Organes, der Öffnungsnaht. Das Filament ist, wie uns der mediane Längsschnitt (Fig. 2, Taf. IV) zeigt, äußerst kurz. In seinem parenchymatischen Gewebe, das nur kleine Interzellularen aufweist, verläuft ein schwach entwickeltes Gefäßbündel, das sich aus 3—4 Spiralgefäßen und einem kleinem Siebteile zusammensetzt.

Vergleichen wir nun die Beschreibung des Staminodium des *Antirrhinum majus* von Familler mit unseren Beobachtungen. Im allgemeinen Teile seiner biogenetischen Untersuchungen berichtet

er über das Rudiment folgendes (1896, S. 136): „Ebenso fanden sich bei *Cassia occidentalis, Antirrhinum majus, Pulsatilla* in den Staminodien noch vielfach die Zellteilungen, welche der Schichtzellenbildung entsprechend sind, aber das Archespor trat nicht mehr deutlich und auffällig hervor, sondern war in seiner Größe den Zellen der Umgebung gleich." Im Anschlusse an diese Stelle sei auch der Abschnitt des speziellen Teiles derselben Arbeit wiedergegeben (1896, S. 150): „*Antirrhinum majus* L. und *A. Orontium* L. Das in den Gärten so häufig kultivirte *A. majus* liefert leicht den Beweis für die verschiedenartige Ausgestaltung des Staminodiums, vom kleinen, unscheinbaren Spitzchen an durch alle Stufen bis zur nahezu völlig normalen Ausbildung. Aber auch bei den kleinsten Formen zeigen Querschnitte durch die Staminodien beider Pflanzen noch die Reste der Archesporanlage durch mehrere Zellreihen."

Wie aus diesen Zeilen hervorgeht, stehen die Angaben Famillers in einigen Punkten mit unseren Beobachtungen im Widerspruche. Die von uns angestellten Untersuchungen über die Entwicklung des Staminodium führten bekanntlich zu dem Ergebnisse, daß eine Anlage des Archespor in ihm nicht mehr erfolgt. Des weiteren konnten wir, im Gegensatze zu Familler, trotz Prüfung zahlreicher Knospen und Blüten von Pflanzen des hiesigen botanischen Gartens, als auch anderer Gärten, nie eine Abweichung von der zur Darstellung gebrachten Form des Staminodium wahrnehmen. Die Regelmäßigkeit seiner Gestalt bestätigt auch Polak (1900, S. 38) in seiner Abhandlung: „Das Staminodium ist klein und in Blütenknospen sehr turgescent. Das Filament ist fast vollständig unterdrückt. Die Form ist verhältnissmässig wenig variirend." In gleichem Sinne äußert sich Polak noch an einer anderen Stelle seiner Arbeit (1900, S. 130): „Zu diesem Zwecke untersuchte ich zahlreiche Exemplare von *Antirrhinum majus,* welche mir einerseits der botanische Garten der deutschen Universität in Prag lieferte, die ich anderseits in einem Garten bei Prag sammelte. In allen Fällen konnte ich ein gleiches Verhalten aller Blüten einer Inflorescenz nachweisen. In der Gestalt wiesen die Staminodien allerdings kleine Verschiedenheiten auf. Insbesondere ist diese Verschiedenheit darauf zurückzuführen, daß in eben aufgeblühten Blüten oder unter Verhältnissen, die ein baldiges Vertrocknen verhindern, die Staminodien turgescent sind und daher größer erscheinen, während sie sonst alsbald verschrumpfen. Insbesondere bei den obersten

Blüten einer Inflorescenz beobachtete ich auffallend rasches Verschrumpfen."

Das Auftreten von Staminodien von nahezu völlig normaler Ausbildung, wie sie Familler für *Antirrhinum majus* als leicht nachweisbar angibt, müssen wir nach unseren Beobachtungen, wenn man von der Kulturform der Pelorie absieht, zu den seltenen Ausnahmen rechnen. Vielleicht beruhen seine Mitteilungen auf Untersuchungen einer Art, dessen Staminodium diese wechselnde Form zeigt. Wie schon erwähnt, tritt bei der Öffnung der Blüte infolge des Turgorverlustes eine Deformation des in seiner Gestalt sonst beständigen Rudimentes durch den teilweisen Zusammenfall des Köpfchens ein. Das Aussehen solcher Gebilde kann allerdings bei rascher Betrachtung leicht zu der Ansicht einer schwankenden Ausbildung Anlaß geben.

Fassen wir noch kurz unsere Beobachtungen über die Entwicklung des Staminodium zusammen. Das Köpfchen dieses Organes geht aus dem oberen Teile des Primordium durch eine immerhin noch umfangreiche Teilung der Zellen hervor. Aus den subepidermalen Zellen dieser geringen Antherenanlage entstehen niemals Archespor- oder Tapetenzellen, sondern es gelangen lediglich zwei Reihen von Schichtzellen zur Ausbildung, die sich jedoch nie zum Endothecium ausgestalten. Ein Größenunterschied zwischen den Elementen dieser beiden Reihen, wie er in den normalen Antheren besteht, tritt in dem Rudimente nicht mehr hervor. Im Gegensatze zu den fertilen Organen zeigen seine Epidermiszellen nicht die stufenweise Abnahme in der Größe nach der Sutur hin, sondern der Verlauf der Öffnungsnaht gibt sich in dem Rudimente einzig und allein durch die Einschnürung zu erkennen.

Antirrhinum maurandioides A. Gray.

Der Staubblattkreis dieser Scrophulariacee, die wir oft auch unter dem Namen *Maurandia antirrhiniflora* H. B. in den Gärten vorfinden, gleicht in der Ausbildung dem des *Antirrhinum majus*. Das Filament seines Staminodium (Textfigur 11) ist ebenfalls ziemlich kurz, doch trägt es im Gegensatze zu dem des *A. majus* noch eine deutliche sterile Anthere, deren beide Thecae nach abwärts stark

Fig. 11.
Staminodium des *Antirrhinum maurandioides*.
Vergr. 7.

verlängert sind. Die Form und das Auftreten des Rudimentes muß als sehr beständig bezeichnet werden.

Der Querschnitt einer jungen Blütenknospe läßt gegenüber den fertilen Organen eine etwas kleinere Anlage des reduzierten Stamen erkennen.

In der bekannten Weise geht in den Primordien der normalen Glieder das Archespor aus den plasmareichen, subepidermalen Zellen an den Kanten hervor. Das Staminodium, das gleichfalls aus inhaltsreichen Elementen besteht, verbreitert sich nur wenig. Im Innern beider Staubblattformen beobachtet man den Prokambiumstrang der Gefäßbündelanlage.

Bei weiterem Wachstume der fertilen Organe erfolgt, gleichzeitig mit der Bildung des Tapetum, eine Teilung der Archesporzellen durch perikline Membranen in Pollenmutterzellen. In ihrem Konnektive und ihrem Filamente bemerken wir in diesem Alter die Bildung der Spiralen in den Gefäßen. — Das Staminodium hingegen weist nur eine geringe Größenzunahme auf. Von diesem Zeitpunkte an beginnen seine sterilen Thecae sich abwärts zu strecken. Im Gewebe der quer durchschnittenen Anthere erkennt man an den Seiten unter der Sutur einige langgestreckte Zellen, die der Antherenscheidewand entsprechen dürften. Die an sie grenzenden subepidermalen Elemente, in denen sich schon große Vakuolen befinden, sind in diesem Stadium noch zu keiner weiteren Teilung geschritten.

Es folgt alsdann in den fertilen Organen die Verdoppelung der Schichtzellenreihe bei gleichzeitig fortgesetzter Teilung der Pollenmutterzellen. — Vergleichen wir damit das Staminodium auf dieser Entwicklungsstufe. Der Querschnitt durch das Konnektiv und seine linke Theca, den uns Fig. 13, Taf. III vor Augen führt, zeigt außer den kleinen Epidermiszellen der Öffnungsnaht in diesem Zustande teilweise zwei Reihen Schichtzellen. Die Thecae des Rudimentes haben durch anhaltende Streckung nach abwärts an Länge weiter zugenommen. In dem Filamente und dem Konnektive, die wie überhaupt das gesamte Organ aus plasmaarmen Zellen bestehen, bilden sich erst in diesem Alter die Spiralen in den Gefäßen.

In den Antheren der fertilen Stamina vergrößern sich die Zellen der ersten subepidermalen Lage stark, während die beiden inneren Reihen der Schichtzellen ihre Kleinheit beibehalten. Außerdem beginnt in den Fächern die Verschleimung der Pollenmutter-

zellen und der Verfall des Tapetum. — Der Querschnitt durch das Filament und die rechte, frei herabhängende Theca des reduzierten Staubblattes (Fig. 3 u. 4, Taf. IV) weisen nur ein geringes Wachstum, das lediglich auf Vergrößerung seiner Zellen beruht, auf.

Nachdem das Tapetum und die inneren, kleinen Schichtzellen vollständig verfallen sind, findet in den Fächern der fertilen Antheren die Bildung der Tetraden statt. — Auch in diesem Alter läßt sich an dem Staubblattrudimente nur eine allgemeine Zunahme des Volumen seiner Elemente ohne irgendwelche besondere Teilungen feststellen. Bemerkenswert ist jedoch das starke Wachstum der Epidermiszellen seiner Anthere, die diejenigen der normalen Organe nun an Größe übertreffen.

Bei der weiteren Entwicklung der fertilen Antheren in der Blüte wird die einzige Schichtzellenreihe in ihnen zum Endothecium ausgebildet bei gleichzeitigem Zusammenfalle der sich von der Epidermis ablösenden Antherenscheidewand. — An dem Querschnitte der Theca des Staminodium, wie ihn Fig. 5, Taf. IV darstellt, erkennt man, daß die Größenzunahme einzig und allein durch das Wachstum seiner Zellen hervorgerufen wird. Bei der Öffnung der Blüte, die nun alsbald erfolgt, verliert die aus sehr dünnwandigem Gewebe bestehende Anthere des reduzierten Organes sehr leicht ihre Turgeszenz und fällt infolgedessen meist mehr oder weniger in sich zusammen.

Wir gelangen nun zu der Besprechung des histologischen Baues des entwickelten Staminodium. Wie schon erwähnt, besteht das gesamte Gewebe der sterilen Anthere aus sehr zartwandigen Elementen, deren Plasmainhalt nur noch einen dünnen Wandbelag bildet. Ihre Epidermiszellen sind gegenüber denen der fertilen Antheren bei weitem größer. Nach der Öffnungsnaht hin nehmen dieselben, wie auch in den normalen Organen, an Volumen beträchtlich ab. Während in den fertilen Thecae sich die drei Lagen der Schichtzellen dadurch voneinander abheben, daß die Elemente der beiden inneren, verschwindenden Reihen viel kleiner als die der äußeren bleiben, tritt dieser Unterschied in dem Rudimente nicht mehr hervor. Es gleichen vielmehr die Elemente dieser beiden Schichtzellenreihen, in denen niemals eine Ausbildung zur Faserschicht zu beobachten ist, dem übrigen Gewebe der Thecae vollständig. Das kurze Filament, dessen Querschnitt um vieles kleiner ist als der des normalen Organes, besteht ebenfalls aus parenchymatischem Gewebe, das jedoch im Gegensatze zu dem

der anderen Form nur kleinere Interzellularen aufweist. Die Größe seiner plasmaarmen Zellen kommt denen in dem Filamente der fertilen Staubblätter gleich. In ihm liegt ein schwach entwickeltes Gefäßbündel, das sich aus 2 – 3 Spiralgefäßen, umgeben von einem kleinen Siebteile, zusammensetzt.

Aus all diesem ergibt sich, daß in dem Primordium des Staminodium wohl noch jene Zellteilungen stattfinden, die zu der äußeren Gestalt der Anthere führen, die Anlage und Ausbildung des Archespor und des Tapetum unterbleibt aber in seinen Thecae.

Maurandia erubescens A. Gray.

In bezug auf Zahl und Gestaltung der Staubblätter zeigt diese Scrophulariacee (*Lophospermum erubescens* Don.) denselben Bau, wie ihn die soeben besprochenen Gattungen besitzen. Das kurze Filament des Staminodium (Textfigur 12) trägt eine kleine, doch deutliche Anthere. Trotz Untersuchung vieler Blüten konnte, wenn man von der auf Zusammenfall des Gewebes beruhenden späteren Deformation absieht, niemals eine Abweichung von der beigefügten Gestalt festgestellt werden.

Fig. 12.
Staminodium der *Maurandia erubescens*.
Vergr. 26.

Über die Anlage der einzelnen Glieder des Staubblattkreises auf dem Blütenboden hat Muth (1899) in seiner Arbeit über die Scrophulariaceenblüte eingehend berichtet. Unsere Beobachtungen mögen daher mit einer Knospe beginnen, in der bereits das gesamte Androeceum sichtbar ist. Der Hügel des Rudimentes hat, wie der Querschnitt der jungen Blütenknospe zeigt, verglichen mit den übrigen vier fertilen Organen, einen etwas geringeren Grundriß. Das Gewebe dieser fünf Primordien erweist sich in diesem Alter als gleichmäßig plasmareich.

Bei weiterem Wachstume der Blüte geht in den normalen Staubblättern aus den inhaltsreichen, subepidermalen Zellen an den Kanten in der bekannten Weise das Archespor hervor. — Das Staminodium, in dessen Zellen bereits Vakuolen sichtbar sind, nimmt hingegen nur wenig an Größe zu. Im Innern dieser fünf Staubblattanlagen erkennt man die Prokambiumstränge.

Durch eine neue perikline Zellwandreihe in den Elementen der subepidermalen Schicht entsteht in den fertilen Antheren das

Tapetum bei gleichzeitiger Teilung der Pollenurmutterzellen. In ihren Filamenten bemerken wir nun die Anlegung der Spiralen in den Gefäßen. — Das Staminodium derselben Blüte weist auch jetzt ein nur langsames Wachstum auf. Zu diesem Zeitpunkte beobachtet man in den subepidermalen Elementen an den Kanten der sterilen Thecae, deren Gewebe uns nunmehr plasmaarm erscheinen, die ersten tangentialen Wände.

Im weiteren Verlaufe verdoppelt sich die Schichtzellenreihe in den fertilen Antheren. — Betrachten wir das Staminodium auf dieser Entwicklungsstufe der Blüte. Nur langsam folgt das Rudiment durch Volumenzunahme seiner Zellen dem Wachstume der übrigen Stamina. Im Innern seines Filamentes treten erst in diesem Alter in den Gefäßen die Spiralverdickungen auf.

Die Tapetenzellen der normalen Staubblätter nehmen nun an Größe stetig zu. In ganz besonders auffälliger Weise strecken sich die an der Antherenscheidewand liegenden Zellen in die Länge. Durch erneute Teilung der Schichtzellenlagen erhöht sich ihre Zahl auf drei. — Während die normalen Stamina im Wachstume rasch vorwärts schreiten, bleibt das Staminodium in seiner Entwicklung fast völlig stehen.

Es verfällt nunmehr in den fertilen Antheren bei gleichzeitiger Vergrößerung der Elemente der beiden äußeren Schichtzellenreihen die dritte, innerste Lage und das Tapetum langsam. — Auch in diesem Stadium zeigt das reduzierte Organ nur geringen Fortschritt in seiner Ausbildung. Ein Querschnitt durch die nach abwärts gestreckte, rechte Theca, wie ihn Fig. 6, Taf. IV darstellt, läßt die Öffnungsnaht an ihren kleinen Zellen erkennen. Außerdem treten in der Anthere die beiden Schichtzellenreihen deutlich hervor. Bereits jetzt kann man sehr oft in den Knospen ein teilweises Einfallen der sterilen Thecae beobachten.

Schließlich gestalten sich die beiden Schichtzellenreihen bei den normalen Staubblättern zum Endothecium aus bei gleichzeitiger Loslösung der Scheidewände von der Epidermis. Hiermit haben ihre Thecae die letzte Ausbildungsstufe erreicht und sind zum Aufreißen reif. — Die Anthere des Staminodium hingegen nimmt kaum noch an Größe zu. Bei der Öffnung der Blüte verliert sie ihre Turgeszenz und fällt fast ausnahmslos in sich zusammen.

Der histologische Bau des völlig entwickelten Rudimentes ist folgender. Das Gewebe seiner Anthere und seines Konnektives setzt sich aus sehr dünnwandigen, äußerst plasmaarmen Zellen

von fast gleicher Größe zusammen. Während in den normalen Thecae eine Verkleinerung der Epidermiszellen nach der Sutur hin zu beobachten ist, tritt dieser Unterschied in dem reduzierten Organe nicht mehr so scharf zutage. Auch die Elemente der beiden Schichtzellenreihen kommen, im Gegensatze zu denen in den fertilen Antheren, an Größe einander gleich. Niemals bilden sie sich jedoch zum Endothecium aus.

Betrachtet man den Querschnitt des kurzen Filamentes, so bietet sich uns folgendes dar. Seine Zellen besitzen gegenüber denen der Anthere bei weitem stärkere Wände und gleichen darin noch völlig dem Aufbau der normalen Organe. In dem Grundgewebe des Filamentes befindet sich ein schwaches Gefäßbündel, das aus 3—5 Spiralgefäßen und einem geringen Siebteile, der auf der morphologischen Außenseite liegt, besteht.

Fassen wir nun unsere Beobachtungen kurz zusammen. Die Thecae des Staminodium entwickeln sich aus dem oberen Teile des Primordium durch eine reiche Zellteilung, die dem Rudimente noch die Umrisse der Anthere geben. Allein es unterbleibt in ihr die Ausbildung des Archespor und des Tapetum.

Haberlea rhodopensis Friv.

Der Staubblattkreis dieser Gesneriacee wird aus vier fertilen Staubblättern und einem kleinen Staminodium, dem reduzierten hinteren Stamen, gebildet. Das Rudiment zeigt an der Spitze noch eine schwache Anschwellung, die noch auf eine geringe Anlage der Anthere hinweist (Textfigur 13).

Fig. 13. Staminodium der *Haberlea rhodopensis*. Vergr. 20.

Vergleicht man in der jungen Blütenknospe die Primordien miteinander, so zeigt sich, daß das Staminodium aus der kleinsten Anlage hervorgeht. Sein Gewebe besteht, wie das der übrigen vier Organe, zu diesem Zeitpunkte aus sehr inhaltsreichen Zellen.

Bei der weiteren Entwicklung der Blüte treten jedoch in dem gesamten Gewebe des Rudimentes alsbald zahlreiche Vakuolen auf.

Während in den fertilen Staubblättern die Bildung des Archespor und der übrigen Zellschichten der Anthere vor sich geht, nimmt man in dem reduzierten Organe niemals in den Elementen der sub-

epidermalen Schicht Teilungen wahr, die noch als Anfang der Anlage von Antherenfächern aufzufassen sind. Selbst die Ausbildung der Öffnungsnaht läßt sich in dem jungen Rudimente (Fig. 7, Taf. IV) nicht mehr nachweisen.

Wir können daher aus diesem Grunde die eingehende Beschreibung der Entwicklung des Andröceum übergehen und uns zu der Betrachtung des Baues des völlig entwickelten Staminodium, das man in der geöffneten Blüte stets in turgeszentem Zustande vorfindet, wenden. Der Querschnitt durch den oberen Teil des keulenförmigen Endes führt uns Fig. 8, Taf. IV vor Augen. Es zeigt derselbe auf der morphologischen Innenseite, wie dies an dem Köpfchen des reduzierten Stamen schon äußerlich zu bemerken ist, eine Einfurchung in der Längsrichtung. In dem Gewebe, das aus plasmaarmen Parenchymzellen gebildet wird, ist selbst eine Andeutung der Antherenwandung durch perikline Zellagen nicht zu beobachten. Hervorzuheben ist jedoch, daß die Elemente, die auf der Innenseite unmittelbar über der Gefäßbündelanlage unter der Einfurchung liegen, wie aus Fig. 8, Taf. IV ersichtlich, viel kleiner und dünnwandiger sind als das übrige Gewebe des Köpfchens. Noch auffälliger tritt diese Ausbildung in dem medianen Längsschnitte, den uns Fig. 9, Taf. IV zur Anschauung bringt, hervor. In ihm erstreckt sich diese Zellgruppe von der Spitze des Organes abwärts bis zum Gefäßbündel. Das kurze Filament des reduzierten Staubblattes besitzt nur einen geringen Fibrovasalstrang, der sich aus einem kleinen Siebteile und zwei Spiralgefäßen zusammensetzt.

Wie aus unseren Untersuchungen hervorgeht, entsteht das Staminodium aus dem Primordium lediglich dadurch, daß in dem oberen Teile desselben eine geringe Teilung der Elemente auftritt, die jedoch nicht mehr so umfangreich ist, daß sie zu einer deutlichen Ausbildung der Anthere führt.

Melandryum album Garcke.

Die beiden Staubblattkreise der weiblichen Blüte dieser diözischen Caryophyllacee werden von kleinen, unscheinbaren Staminodien gebildet. In der Gestalt und Größe gleichen die episepalen Rudimente den epipetalen völlig (Textfigur 14). Ihr Köpfchen, das noch an die Form der Anthere erinnert, sitzt auf einem kurzen Filamente und verliert in der geöffneten Blüte leicht seine Turgeszenz.

Fig. 14. Staminodium des *Melandryum album*. Vergr. 60.

Der Querschnitt einer jungen Knospe zeigt die dicht aneinander stehenden Primordien der zehn Staubblätter, deren Gewebe in diesem Stadium aus inhaltsreichen Zellen besteht.

Infolge des Wachstumes des Blütenbodens rücken die Anlagen der Rudimente nach und nach auseinander, währenddessen in ihrem Innern eine geringe Vermehrung des plasmaärmer werdenden Gewebes durch Zellteilung stattfindet, die jedoch zu keiner wesentlichen Vergrößerung der Organe führt.

Im weiteren Verlaufe der Knospenentwicklung teilen sich alsdann in den Staminodien, die nur langsam durch Volumenzunahme ihrer Elemente dem Wachstume der übrigen Blütenorgane folgen, die subepidermalen Zellen an den Kanten durch tangentiale Wände. Auf dieser Ausbildungsstufe bleiben die Rudimente nunmehr stehen, bis sie bei der Öffnung der Blüte teilweise zusammenfallen.

Der Querschnitt durch das Köpfchen eines völlig entwickelten Rudimentes läßt noch deutlich die Umrisse der beiden Thecae und in ihnen die Öffnungsnaht erkennen. In dem gleichmäßig plasmaarmen, parenchymatischen Gewebe, dessen Zellwände ziemlich zart sind, treten an den Kanten der vier Fächer zwei perikline Reihen von Schichtzellen, die sich jedoch in keiner Weise von den übrigen Elementen der Anthere unterscheiden, hervor. Niemals bilden sich aber diese Zellen zum Endothecium aus. Erwähnt sei noch, daß in dem Gewebe der reduzierten Staubblätter sowohl im Konnektive als auch im Filamente große Drusen von Calciumoxalat enthalten sind.

Die Entwicklung der Staminodien des *Melandryum* lehrt uns, daß in dem oberen Teile der Primordien zwar noch Zellteilungen stattfinden, die zur Bildung einer kleinen Anthere führen, daß aber aus den Elementen ihrer subepidermalen Schicht nur Schichtzellen entstehen.

IV. Schlußbetrachtung.

Die wichtigsten Tatsachen, die sich im Laufe unserer Untersuchungen über die reduzierten Staubblätter ergeben haben, wollen wir mit einigen theoretischen Erörterungen und Folgerungen verknüpft in folgendem kurz zusammenfassen.

Der erste Teil des Rückblickes soll uns mit den Resultaten unserer Arbeit über die Entwicklungsvorgänge der Staminodien beschäftigen.

Schon in der Anlage auf dem Blütenboden gibt sich die Rückbildung der Glieder des Andröceum zu erkennen. Bei allen untersuchten Blütenarten ist der Grundriß des Primordium des Rudimentes stets mehr oder weniger kleiner als der des normalen Stamen. Im allgemeinen läßt sich nach unseren Wahrnehmungen sagen, daß die Anthere des reduzierten Organes um so vollständiger ihre normale Gestalt, Größe und Ausbildung erreichen wird, je mehr sein Gewebehügel bei der Anlage in der Knospe dem der fertilen Staubblätter an Größe gleichkommt.

Während der weiteren Entwicklung des Primordium zum Staminodium treten in seinen sämtlichen Zellen, im Gegensatze zu den fertilen Organen also auch in den subepidermalen, große Vakuolen auf, so daß der Plasmakörper alsbald nur noch einen dünnen Wandbelag bildet.

Die Anlage und Entwicklung der Rudimente, sowie die Bildung der Schichtzellen und Gefäße erfolgt stets später als die der fruchtbaren Glieder.

Je nach der Art und dem Umfange der in den Primordien stattfindenden Zellteilungen können wir die reduzierten Stamina in drei Gruppen, die noch in kleinere Unterabteilungen zerfallen, teilen.

Bei der ersten treten in der jungen Anlage des Organes entweder überhaupt keine Zellteilungen oder nur wenige, unbedeutende auf. Diese Form der Rudimente verbreitert sich lediglich durch Volumenzunahme der Elemente. — Ein Beispiel dieser Art bietet uns *Gratiola officinalis*, deren hinteres Staubblattprimordium aus einer geringen Zahl von Zellen besteht. Von verlängerten Elementen, die man als Anlage eines Leitbündels betrachten könnte, gewahrt man in ihm nichts. Dies ist die letzte Form der Rückbildung des Organes, soweit es überhaupt noch wahrnehmbar ist.

Erreicht das Rudiment bei der Anlage auf dem Blütenboden einen etwas größeren Umfang, so findet man in dem auch später noch deutlich sichtbaren Gewebehöcker ein kleines Gefäßbündel. Wächst nun der untere Teil des Hügels, das Filament, noch in die Länge, so entsteht ein fadenförmiges Gebilde ohne Spur einer Anthere. In ihm verläuft ein schwacher Fibrovasalstrang bis zur Spitze. So bei der seltener zu beobachtenden Form des Rudimentes der *Catalpa*.

Wir gelangen nun zur zweiten Gruppe der reduzierten Staubblätter, die, wie die der dritten, stets ein Leitbündel enthalten. Hier geht die Entwicklung einen Schritt weiter. In der oberen

Hälfte der Organanlage tritt, wie in den der normalen Stamina, eine regellose Teilung der Zellen ein. Dadurch erreicht der obere Teil einen etwas größeren Durchmesser und da sein unteres Stück sich in die Länge streckt, so ergibt sich ein keulenförmiges Gebilde. Je nach dem Umfange, in dem diese Teilungen in der oberen Hälfte des jungen Organes auftreten, erhalten die Rudimente verschiedene Gestalten.

Bei geringer Zellvermehrung in der Anlage, wie sie z. B. bei der Entwicklung der köpfchentragenden Filamente der *Catalpa* und des Rudimentes der *Haberlea* anzutreffen ist, weisen diese Organe in der geöffneten Blüte nur eine schwache Anschwellung an ihrer Spitze auf.

Finden jedoch zahlreiche Teilungen der Elemente in dem Primordium statt, so nehmen die reduzierten Stamina Formen an, die, obwohl sie kaum an die Gestalt einer Anthere erinnern, doch klar die Öffnungsnaht als Einschnürung erkennen lassen. Auf dieser Rückbildungsstufe stehen das hintere Stamen der *Linaria cymbalaria* und des *Antirrhinum majus*.

Die letzte Gruppe bilden schließlich diejenigen Staminodien, in deren Primordien außer einer reichen, regellosen, inneren Zellvermehrung, die zur Ausbildung der Anthere führt, noch regelmäßige, tangentiale Teilungen der subepidermalen Elemente, gleich denen in den normalen Thecae, auftreten. In sämtlichen Fächern unterbleibt jedoch die Anlage des Archespor und des Tapetum. Hierher gehören die meisten der untersuchten Rudimente, die des *Schizanthus*, der *Maurandia*, des *Melandryum*, des *Antirrhinum maurandioides*, das völlig sterile Stamen der *Salpiglossis* und die beiden vorderen Glieder der *Gratiola*.

Aus unseren Beobachtungen geht ferner hervor, daß die Rückbildung des einen Staubblatteiles, sei es der sterilen Anthere, sei es des Filamentes, unabhängig von der Gestaltung des anderen erfolgt. Es kann also ein kurzes Filament eine noch gut ausgebildete Anthere *(A. maurandioides)* tragen, während andererseits das lange Filament nicht die geringste Andeutung der Thecae mehr zeigt *(Catalpa)*.

Soweit das Ergebnis der Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge bei den in der Rückbildung befindlichen Staubblättern.

Aus all diesem können wir entnehmen, daß die Reduktion der Stamina allmählich von Stufe zu Stufe vorwärtsschreitet und

daß diese entweder mit der Unterdrückung der sterilen Anthere oder mit einer Verkürzung des Filamentes ihren Anfang nimmt.

Der Verlauf der Rückbildung von Beginn bis zum Abortus des Staubblattes läßt sich, da er sich innerhalb eines unendlich langen Zeitraumes abspielt, nicht unmittelbar verfolgen und feststellen. Wir können jedoch nach unseren Untersuchungen annehmen, daß diese Erscheinung mit einer langsamen Größenabnahme der Organanlage sowohl in bezug auf ihre Grundfläche als auch auf ihr Volumen beginnt. Aus dieser geht alsdann eine kleinere Form des Stamen hervor, dessen Thecae sich aber sonst noch normal und fruchtbar ausbilden. Die nächsten Schritte der Reduktion bestehen in dem Schwinden des Archespor und des Tapetum in einem oder mehreren Fächern, bis zuletzt die gesamte Anthere unfruchtbar wird.

Die Rückbildung des nunmehr sterilen Staubblattes beruht, wie wir aus unseren Beobachtungen der Entwicklung der Staminodien schließen können, neben einer fortgesetzten Größenabnahme der Organanlage auf dem stufenweisen Unterbleiben der Zellteilungen in dem Primordium, bis schließlich selbst die Anlage des Staubblattes auf dem Blütenboden in Gestalt eines winzigen Höckers nicht mehr erfolgt.

Mit einigen Worten sei noch der theoretischen Darstellung dieser Erscheinung gedacht.

In der bekannten „Theorie der Abstammungslehre", auf deren Darlegung wir hier verzichten können, führt Nägeli (1884) die Veränderung der morphologischen Gestalt auf Umbildungen des Idioplasma zurück. Nägeli nimmt an (1884, S. 133), daß in demselben „stets fertige, werdende und vergehende Anlagen" enthalten sind und gelangt zu der Ansicht, daß die Reduktion eines Organes auf der langsamen, stetig fortschreitenden Schwächung seiner Anlagen im Idioplasma beruht. Diese uns unsichtbaren Umbildungen geben sich dem Auge aber erst nach Ablauf eines sehr langen Zeitraumes in einer geringeren Ausbildung des Organes kund. In seinem Abortus erblickt Nägeli endlich den latenten Zustand seiner Anlagen.

Auch Weismann, der in seinem Werke „Keimplasma" die Reduktion in den Kreis seiner Betrachtungen zieht, bringt diese Erscheinung mit Veränderungen des Plasma in Zusammenhang. Er sagt (1892, S. 112): „Man wird also den Rückbildungsprozeß eines Organs sich darauf beruhend vorstellen dürfen, daß zuerst die

Determinanten sich derart verändern, daß sie an Vermehrungskraft abnehmen, und daß dies zu einem sehr allmählichen Verkümmern erst weniger, dann immer zahlreicherer Determinanten der betreffenden Gruppe führt. Zugleich nimmt die Vermehrungskraft auch der noch übrig bleibenden Determinanten ab, so daß ihre Gruppen immer weniger weit in die Ontogenese hineinreichen, bis sie schließlich alle ganz ausfallen.“ Über die Dauer dieser Determinantenverkümmerung äußert sich Weismann an anderer Stelle (1892, S. 436) in folgenden Worten: „Wie lange Zeiträume und Generationsfolgen dieser Prozeß in Anspruch nimmt, können wir nicht sagen, soviel aber darf behauptet und kann bewiesen werden, daß lange nach dem Verschwinden des Organes aus dem Bau des fertigen Individuum immer noch einzelne Ide die Determinanten desselben enthalten.

Der Beweis liegt darin, daß das Organ gelegentlich wieder zum Vorschein kommt, daß ein Rückschlag auf dasselbe eintreten kann.“

Durch Annahme der langsamen Veränderung des Idioplasma läßt sich diese Erscheinung theoretisch deuten, zu deren völligen Klarlegung wir aber noch eingehenderer Beobachtungen bedürfen (Weismann, 1892, S. 122).

Wir gelangen nun zum zweiten Teile unserer Zusammenfassung, zum histologischen Baue der entwickelten Staminodien.

Im allgemeinen entspricht die Epidermis in bezug auf Ausbildung und Größe ihrer Zellen denen der normalen Organe, mit Ausnahme der Rudimente des *Schizanthus*, bei denen dieselbe zur fibrösen Schicht wird. Über die Entwicklung der Öffnungsnaht in den reduzierten Staubblättern ergaben unsere Untersuchungen folgendes. Während bei den Rudimenten der *Catalpa* und der *Haberlea*, sowie bei dem hinteren Staminodium der *Gratiola*, also bei der Gruppe der nur wenig entwickelten Organe, die Linie der Sutur nicht mehr zur Andeutung kommt, läßt sich dieselbe bei *Linaria cymbalaria* und dem *Antirrhinum majus* noch in jüngeren Stadien der reduzierten Stamina an der geringen Größe ihrer Zellen nachweisen; allein bei weiterem Wachstume geht dieses Merkmal mehr oder weniger verloren. Lediglich in den deutlich entwickelten, sterilen Antheren, z. B. des *Antirrhinum maurandioides*, behalten sie die charakteristische Kleinheit wie in den fertilen Thecae bei.

Nun zur zweiten, zur subepidermalen Zellage. Aus ihr gehen in den Staminodien weder Archespor, noch Tapetum, sondern nur Schichtzellen hervor.

Warming unterscheidet in seiner Abhandlung „Über Pollen bildende Phyllome und Kaulome“ (1873, S. 82) in der unreifen Anthere zwei Arten dieser Zellen, die sich durch ihre Eigenschaften scharf voneinander trennen. Die einen, die er persistente Schichten nennt, bilden die äußeren, unmittelbar unter der Epidermis liegenden Reihen. Sie vergrößern sich während des weiteren Wachstumes und werden in der reifen Anthere zur fibrösen Schicht, zum Endothecium. Die andere kleinbleibende Art von Elementen, die an die Tapetenschicht grenzen, bezeichnet Warming als transitorische Zellen, da sie mit dem Tapetum zugleich verfallen.

Dieser Unterschied der beiden Schichtzellenformen tritt, wie zu erwarten, in den Staminodien nur unvollkommen oder überhaupt nicht mehr hervor. Soweit in den unter der Epidermis befindlichen Zellen noch Verdickungsleisten angelegt werden, erreichen diese Elemente die Größe derjenigen der persistenten Schicht in den fruchtbaren Staubblättern. Sie heben sich dadurch von den übrigen Lagen ab. In den Fällen jedoch, wo die Endotheciumbildung in der Anthere unterbleibt, lassen sich die beiden Formen, da sie alsdann einander an Volumen gleichen, nicht mehr unterscheiden. Ein Zusammenfall der Elemente, wie er für die inneren, die transitorischen Schichtzellen der normalen Organe charakteristisch ist, findet in den sterilen Thecae der Staminodien niemals statt.

Wir wenden uns nun zu der Antherenscheidewand.

Dieselbe hebt sich selbst in gut ausgebildeten Antheren der unfruchtbaren Stamina nur wenig durch ihre etwas langgestreckten Zellen von dem übrigen Gewebe ab.

In den normalen Thecae entsteht, wie bekannt, der auf der Innenseite des Archespor gelegene Teil des Tapetum aus Elementen der Scheidewand, indem dieselben nach der Anlage der Geschlechtszellen ihren Inhalt stark vermehren, bis sie später gleichzeitig mit den aus der subepidermalen Schicht hervorgegangenen Tapetenzellen verfallen. Diese Vorgänge treten uns in den Thecae der Staminodien niemals entgegen.

Es ergibt sich hieraus der innige Zusammenhang zwischen Archespor und Tapetum. Wahrscheinlich übt jenes einen Einfluß auf die Gestaltung und Funktion seiner umgebenden Zellen aus.

Durch diese Beobachtung erklärt sich auch die Nichtanlage des Tapetum aus der subepidermalen Schicht in den sterilen Antheren.

Besonders ist hier noch die Ausbildung der Öffnungszellen, jener unter der Epidermis liegenden Zellgruppe der Scheidewand, in den Rudimenten der beiden Solanaceen *Salpiglossis* und *Schizanthus* hervorzuheben.

Was nun den Bau des inhaltsarmen Zellgewebes der sterilen Thecae betrifft, so sind die Wände in denjenigen Organen, die noch eine mehr oder weniger deutliche Anthere besitzen, ausgenommen *Salpiglossis*, äußerst dünn. Sie fallen daher infolge des bei der Öffnung der Blüte eintretenden Turgorverlustes zum großen Teile in sich zusammen.

In wenigen Worten können wir unsere Beobachtungen über das Filament zusammenfassen. Bei sämtlichen Staminodien ist dasselbe dünner als das normale. Es weist in seinem Gewebe im Gegensatze zu den fertilen Staubblättern nur wenige und kleine Interzellularen auf. Die Größe seiner Zellen entspricht im allgemeinen denen der normalen Filamente, nur bei *Linaria cymbalaria* sind sie kleiner. Das Gefäßbündel ist, soweit es noch zur Anlage gelangt, in allen seinen Teilen stark reduziert. Während in den Stamina der umfangreiche Siebteil den Gefäßteil stets umgibt, verläuft er in den Staminodien sehr gering entwickelt oft nur auf der morphologischen Außenseite des Bündels.

Aus all diesem sei die für die Rückbildung der Staubblätter interessante Tatsache hervorgehoben, daß zuerst der wichtigste Teil derselben, die Anlage der Geschlechtszellen, unterbleibt, daß man hingegen die zur Öffnung dienenden Elemente, wie Sutur, Auflösungszellen, die Ausbildung des Endothecium noch in stark reduzierten Organen vorfindet.

Nun zu dem dritten und letzten Abschnitte unserer Schlußbetrachtung, zu den Versuchen, die Ursachen der Rückbildung aufzudecken.

Da ihre Erforschung, wie aus dem historischen Teile dieser Abhandlung zu entnehmen ist, schon öfters der Gegenstand mehr oder weniger kritischer Erörterungen war, so mögen diese in der Literatur verstreuten Begründungen und Folgerungen hier im Zusammenhange unseren Beobachtungen gegenübergestellt sein.

Als Grund der Verkümmerung der Stamina wurde zuerst von De Candolle (1819, S. 97) ein Mangel an Ernährungsstoffen in den Knospen in Erwägung gezogen. Allein die Tatsache, daß regel-

mäßig dieselben Glieder im Andröceum der Rückbildung anheimfallen und daß außerdem die Rudimente in sämtlichen Blüten jeder Pflanze derselben Art in so übereinstimmender Form zur Ausbildung gelangen, schließt die Annahme eines solchen ständig in den Knospen auftretenden Mangels als Ursache dieser Erscheinung aus. Es bleiben, wie wir sahen, die reduzierten Sexualorgane schon, bevor die einzelnen Blütenteile eine bedeutendere Größe erreicht haben, im Wachstume zurück.

Auch der Nichtgebrauch der Organe, in dem Darwin (1876, Bd. II, Kap. 14) die Veranlassung zu ihrer Verkümmerung vermutet, kann bei eingehender Betrachtung und Überlegung als direkte Ursache der Rückbildung normaler Stamina nicht in Betracht kommen.

Zu anderer Begründung dieser Erscheinung gelangte Schumann (1890, S. 426) durch seine in den „Neuen Untersuchungen über den Blüthenanschluß" veröffentlichten Beobachtungen, infolge deren er zu der Überzeugung kam, daß der gegenseitige Druck der Organe in der Knospe die Staminodienbildung hervorrufe. Gegen diese schon von De Candolle (1819, S. 97ff.) erwähnte Auffassung wandte sich Vöchting (1898, S. 462) in seiner Arbeit „Über Blüthen-Anomalien", in welcher der Beweis geliefert wurde, daß erst in älteren Entwicklungszuständen der *Linaria*-Knospen eine gegenseitige Berührung der Organe stattfindet; ein Kontakt daher als Ursache der Rückbildung des schon vorher im Wachstume zurückbleibenden Stamen nicht in Frage komme. Zu gleichem Resultate gelangte Vöchting auch in einer weiteren Arbeit (1902, S. 108ff.) „Über den Sproßscheitel der *Linaria spuria*".

Auch unsere Beobachtungen bestätigen die Angaben Vöchtings. Niemals konnte in den Knospen der untersuchten Blütenarten von den ersten Anlagen der Staubblätter an bis zu dem wichtigen Zeitpunkte, an dem aus der subepidermalen Schicht der fertilen Antheren die Archesporzellen hervorgehen, ein Druck, eine Pressung des Staminodium mit den benachbarten Organen festgestellt werden. Das beste Beispiel für den Beweis der Unabhängigkeit der Rückbildung von einem Kontakte bot das vordere Staubblatt der *Salpiglossis sinuata*.

Den Abortus der Stamina, d. h. die Nichtanlage dieser Organe in der Knospe führte Schumann (1890, S. 426) auf einen für ihre Entwicklung viel zu geringen Platz auf dem Blütenboden zurück, eine Deutung der Ursache, die jedoch von anderen Forschern aus-

führlich widerlegt worden ist. In einwandfreier Weise zeigte Muth (1899) in seiner „Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceenblüte“ für *Digitalis* und *Melampyrum*, daß für die Anlage bezw. Ausbildung des abortierten hinteren Staubblattes wohl noch genügend Raum vorhanden ist, ohne daß jedoch an dieser Stelle die geringste Gewebeerhebung eines solchen auftritt. Zu demselben Ergebnis kommt auch Lang (1906) in seinen Untersuchungen über die Labiaten. Er sagt daselbst: „Wir haben gesehen, daß genügend Raum vorhanden ist und daß somit „äußere Gründe“ für das Ausbleiben der fünften Staubblattanlage nicht aufgeführt werden können.“

Vöchting, Muth, Lang, sowie Familler (1896) führen dagegen die Erscheinung der Verkümmerung bezw. Unterdrückung auf innere, bislang noch nicht ergründete Ursachen zurück.

Wie schon im ersten Teile unserer Zusammenfassung hervorgehoben wurde, ist der Grundriß des Primordium des Rudimentes, obgleich genügend Platz für die Anlage eines größeren Hügels auf dem Blütenboden vorhanden ist, stets kleiner als das des normalen Stamen. Es bringt uns diese Tatsache zu der Überzeugung, daß die Größe des Staubblatthöckers oder die Nichtanlage desselben nur durch Gestaltungsursachen, die in den Zellen des Blütenbodens ihren Sitz haben, bestimmt wird.

Noch deutlicher tritt der Einfluß der im Plasma ruhenden Ursachen auf die Staubblattgestaltung zutage dadurch, daß in sämtlichen Staminodien aus äußerlich nicht sichtbaren Gründen, obgleich in den Antheren noch die Teilung der subepidermalen Zellen erfolgt, die Anlage des Archespor unterbleibt.

Die ständige Vergleichung der reduzierten Organe mit den fertilen während ihrer Entwicklung lehrt ferner noch, daß schon in jungen Zuständen des Rudimentes ohne äußere Einwirkungen im gesamten Gewebe große Vakuolen auftreten, so daß dasselbe später gleichmäßig plasmaarm erscheint. In den normalen Staubblättern hingegen behalten die Elemente der subepidermalen Zellschicht bezw. des aus ihnen entstehenden Archespor und Tapetum ständig ihren Plasmareichtum.

Einen weiteren Beweis für die Annahme innerer Ursachen liefert auch die Hemmung des interkalaren Wachstumes des Filamentes bei einzelnen Staminodien, z. B. bei *Maurandia*.

Aus diesen Tatsachen geht unzweifelhaft hervor, daß lediglich im Plasma liegende Ursachen die Reduktion bewirken.

Die Staminodien stellen daher die äußeren Merkmale langsamer innerer Veränderungsvorgänge im Plasma dar, und zwar vererbbarer Veränderungen des Plasma der Elemente des Blütenbodens und der Staubblatthöcker in bezug auf ihre Fähigkeit, diese Organe in normaler Weise zur Ausbildung zu bringen. Durch stete Zunahme dieses Unvermögens endet alsdann diese Erscheinung, wenn man von den etwa im Laufe dieses Vorganges eintretenden Umbildungen absieht, mit dem Abortus, mit dem völligen Verschwinden des Organes aus dem Staubblattkreise.

Welche Ursachen jedoch diese Veränderungen des Plasma herbeiführen, vermögen wir nicht zu sagen.

Literatur-Verzeichnis.

Bitter, G., Heteromorphie der Staminodien an den beiden Blütenformen der *Salvia Baumgartenii*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXII, 1904.

De Candolle, A. P., Theorie élémentaire de la botanique, ou exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux. Paris 1819, 2. Aufl.

Chatin, A., De l'anthère. Recherches sur le développement, la structure et les fonctions de ses tissus. Paris 1870.

Ch. Darwins gesammelte Werke, übersetzt von Victor Carus, II. Bd., Stuttgart 1876.

Eichler, W., Blüthendiagramme. Leipzig 1875—78.

Familler, J., Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. Flora, 1896, 82. Bd.

Heinricher, E., Studien an den Blüthen einiger Scrophulariaceen. Öst. Bot. Zeitschrift, 1894.

Jussieu, A. L. de, Genera plantarum. Paris 1789.

Klein, J., Staminodienartige Bildungen bei *Dentaria bulbifera*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XIX, 1901.

Koehne, E., Über die Blüthenentwicklung bei den Compositen. Dissertation. Berlin 1869.

Lang, W., Zur Blütenentwicklung der Labiatae, Verbenaceae und Plantaginaceae. Bibliotheca botanica, 1906, Heft 64.

Linnaeus, C., Genera plantarum, Editio V, Holmiae 1754.

Lopriore, G., Gli staminodi delle Amarantacee dal punto di vista morfologico, biologico e sistematico. Ascherson-Festschrift, Leipzig 1904.

Maxwell, T. Masters, Pflanzen-Teratologie. Deutsch von Udo Dammer. Leipzig 1886.

Moquin-Tandon, A., Éléments de Tératologie végétale. Paris 1841.

Muth, F., Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen-Blüte. Dissertation. Tübingen 1899.

Náběl ek, Fr., Über die systematische Bedeutung des feineren Baues der Antherenwand. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wissenschaften, Wien, Bd. CXV, Abt. I, 1906.

Nägeli, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.
Penzig, O., Pflanzenteratologie. Genua 1890—94.
Polak, J., Untersuchungen über die Staminodien der Scrophulariaceae. Öst. Bot. Zeitschrift, Bd. L, 1900.
Schumann, K., Blüthenmorphologische Studien. Jahrb. f. wiss. Bot. v. Pringsheim, XX. Bd., 1889.
— —, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluß. Leipzig 1890.
Schwendener, S., Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.
Vöchting, H., Über Blüthen-Anomalien. Jahrb. f. wiss. Bot. v. Pringsheim, XXXI. Bd., 1898.
— —, Über den Sproßscheitel der *Linaria spuria*. Jahrb. f. wiss. Bot. v. Pringsheim, XXXVIII. Bd., 1902.
Warming, E., Untersuchungen über Pollen bildende Phyllome und Kaulome. Botanische Abhandlungen v. Hanstein, II. Bd., 2. Heft. Bonn 1873.
Weismann, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
Wydler, H., Morphologische Mittheilungen. Flora, 1866.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel I—IV.

Die Querschnitte der Staminodien sind auf den Tafeln in der Weise angeordnet, daß die morphologische Innenseite derselben stets der unteren Schmalseite der Tafel zugewandt ist.

Tafel I.

Fig. 1. *Salpiglossis sinuata*. Querschnitt durch die sehr junge, fertile Anthere. Vergr. 225.

Fig. 2. *S. s.* Querschnitt durch die junge, fertile Anthere. Vergr. 225.

Fig. 3. *S. s.* Querschnitt durch die Anthere mit angelegtem Archespor und Tapetum. Vergr. 225.

Fig. 4. *S. s.* Querschnitt durch die teilweise fertile Anthere (äußeres Fach fertil). Vergr. 225.

Fig. 5. *S. s.* Querschnitt durch die teilweise fertile Anthere (äußeres Fach fertil). Vergr. 225.

Fig. 6. *S. s.* Querschnitt durch die teilweise fertile Anthere (äußeres Fach fertil). Vergr. 100.

Fig. 7. *S. s.* Querschnitt durch die junge, völlig sterile Anthere. Vergr. 225.

Fig. 8. *S. s.* Querschnitt durch die junge, völlig sterile Anthere. Vergr. 225.

Fig. 9. *S. s.* Medianer Längsschnitt durch das völlig sterile Staubblatt. Vergr. 200.

Fig. 10. *S. s.* Querschnitt durch die völlig entwickelte, sterile Anthere. Vergr. 100.

Fig. 11. *S. s.* Querschnitt durch den unteren, sterilen Teil eines teilweise fertilen, vorderen Faches. Vergr. 225.

Fig. 12. *S. s.* Querschnitt durch den oberen, fertilen Teil desselben Faches. Vergr. 225.

Tafel II.

Fig. 1. *Schizanthus pinnatus.* Querschnitt durch ein sehr junges Staminodium. Vergr. 350.

Fig. 2. *Sch. p.* Querschnitt durch ein junges Staminodium. Vergr. 350.

Fig. 3. *Sch. p.* Querschnitt durch eine junge fertile Theca. Vergr. 350.

Fig. 4. *Sch. p.* Querschnitt durch ein junges Staminodium. Vergr. 350.

Fig. 5. *Sch. p.* Querschnitt durch ein junges Staminodium. Vergr. 350.

Fig. 6. *Sch. p.* Querschnitt durch ein fast völlig entwickeltes Staminodium Vergr. 200.

Fig. 7. *Sch. p.* Querschnitt durch ein völlig entwickeltes, noch geschlossenes Staminodium. Vergr. 200.

Fig. 8. *Catalpa bignonioides.* Querschnitt durch das Köpfchen eines jungen Staminodium. Vergr. 200.

Fig. 9. *C. b.* Medianer Längsschnitt durch das Köpfchen eines völlig entwickelten Staminodium. Vergr. 100.

Fig. 10. *C. b.* Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines köpfchenlosen Staminodium. Vergr. 100.

Tafel III.

Fig. 1. *Catalpa bignonioides.* Querschnitt durch das Köpfchen eines völlig entwickelten Staminodium. Vergr. 110.

Fig. 2. *C. b.* Querschnitt durch die Spitze eines köpfchenlosen Staminodium. Vergr. 200.

Fig. 3. *Gratiola officinalis.* Querschnitt durch ein sehr junges, vorderes Staminodium. Vergr. 450.

Fig. 4. *G. o.* Querschnitt durch die Anthere eines jungen, vorderen Staminodium. Vergr. 300.

Fig. 5. *G. o.* Querschnitt durch die Anthere eines jungen, vorderen Staminodium. Vergr. 300.

Fig. 6. *G. o.* Querschnitt durch eine fast völlig entwickelte Theca des vorderen Staminodium. Vergr. 100.

Fig. 7. *G. o.* Querschnitt durch das hintere Staminodium. Vergr. 225.

Fig. 8. *G. o.* Querschnitt durch eine Theca des völlig entwickelten, vorderen Staminodium. Vergr. 250.

Fig. 9. *G. o.* Medianer Längsschnitt durch das hintere Staminodium. Vergr. 100.

Fig. 10. *Linaria cymbalaria.* Querschnitt durch das junge Staminodium. Vergr. 200.

Fig. 11. *L. c.* Querschnitt durch das völlig entwickelte Staminodium. Vergr. 140.

Fig. 12. *L. c.* Querschnitt durch das Filament des Staminodium. Vergr. 200.

Fig. 13. *Antirrhinum maurandioides.* Querschnitt durch den mittleren Teil des Staminodium. Vergr. 200.

Tafel IV.

Fig. 1. *Linaria cymbalaria.* Medianer Längsschnitt durch das Staminodium. Vergr. 200.

Fig. 2. *Antirrhinum majus.* Medianer Längsschnitt durch das Staminodium. Vergr. 140.

Fig. 3. *Antirrhinum maurandioides.* Querschnitt durch das Filament des Staminodium. Vergr. 200.

Fig. 4. *A. m.* Querschnitt durch die rechte, sterile Theca. Vergr. 200.

Fig. 5. *A. m.* Querschnitt durch die völlig entwickelte, rechte sterile Theca. Vergr. 100.

Fig. 6. *Maurandia erubescens.* Querschnitt durch die rechte, sterile Theca des Staminodium. Vergr. 100.

Fig. 7. *Haberlea rhodopensis.* Querschnitt durch das Köpfchen des jungen Staminodium. Vergr. 200.

Fig. 8. *H. r.* Querschnitt durch das Köpfchen des völlig entwickelten Staminodium. Vergr. 100.

Fig. 9. *H. r.* Medianer Längsschnitt durch das Köpfchen des völlig entwickelten Staminodium. Vergr. 100.

C. Schwarze ad nat. del.

Lith. Anst. v. E. Funke, Leipzig.